ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

В ШЕСТИ ТОМАХ

Главный редактор
член-корреспондент АН СССР
профессор Ал. А. ФЕДОРОВ

1
ВВЕДЕНИЕ
БАКТЕРИИ И
АКТИНОМИЦЕТЫ

2
ГРИБЫ

3
ВОДОРОСЛИ
ЛИШАЙНИКИ

4
МХИ
ПЛАУНЫ
ХВОЩИ
ПАПОРОТНИКИ
ГОЛОСЕМЕННЫЕ
РАСТЕНИЯ

5
ЦВЕТКОВЫЕ
РАСТЕНИЯ

6
ЦВЕТКОВЫЕ
РАСТЕНИЯ

ББК 28.5
Ж71

Ж $\frac{60501-571}{103(03)-80}$ подписное 4306021000

ТОМ ПЯТЫЙ

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

под редакцией
академика АН СССР
А. Л. ТАХТАДЖЯНА

МОСКВА • «ПРОСВЕЩЕНИЕ» • 1980

АВТОРЫ НАСТОЯЩЕГО ТОМА:

Академик АН СССР

А. Л. ТАХТАДЖЯН

Доктора биологических наук

В. Н. ГРУБОВ, И. В. ГРУШВИЦКИЙ, М. Э. КИРПИЧНИКОВ, Л. А. КУПРИЯНОВА, А. П. МЕЛИКЯН, М. Г. НИКОЛАЕВА, А. Н. ПОНОМАРЕВ, Э. С. ТЕРЕХИН, А. А. ЯЦЕНКО-ХМЕЛЕВСКИЙ

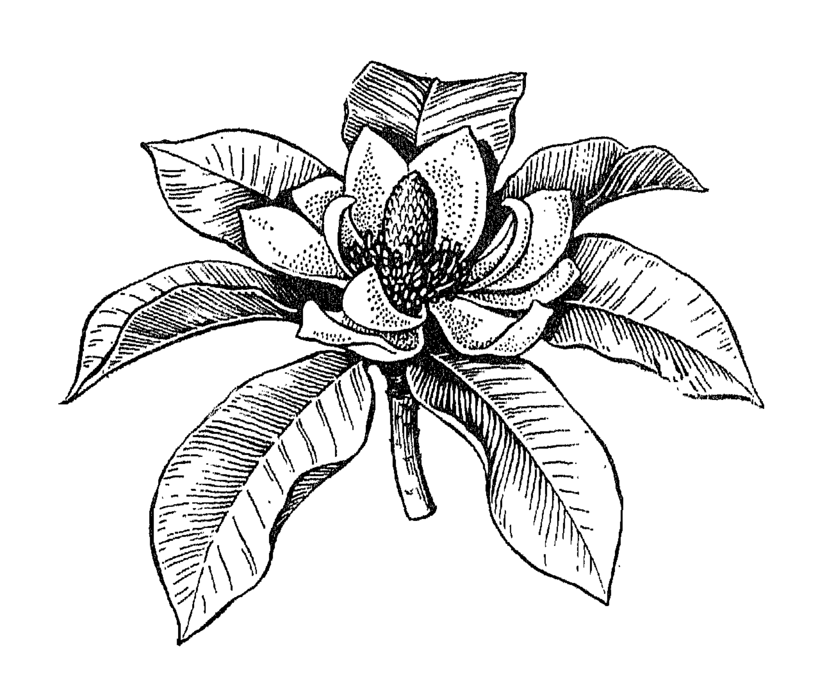
Кандидаты биологических наук

Н. Д. АГАПОВА, М. А. БАРАНОВА, Г. М. БОРИСОВСКАЯ, В. В. БОЧАНЦЕВА, В. Н. ГЛАДКОВА, И. А. ГРУДЗИНСКАЯ, Ю. Д. ГУСЕВ, Е. И. ДЕМЬЯНОВА, Г. А. ДЕНИСОВА, С. Г. ЖИЛИН, Н. Н. ИМХАНИЦКАЯ, Г. А. КОМАР, Н. А. КОРЧАГИНА, И. А. ЛИНЧЕВСКИЙ, Ю. Л. МЕНИЦКИЙ, Н. С. МОРОЗОВА, Е. Н. НЕМИРОВИЧ-ДАНЧЕНКО, О. А. СВЯЗЕВА, Н. Т. СКВОРЦОВА, Н. С. СНИГИРЕВСКАЯ, В. И. ТРИФОНОВА, Т. В. ШУЛЬКИНА

А. Е. БОРОДИНА, З. В. КЛОЧКОВА, В. Н. КОСЕНКО, М. А. МИХАЙЛОВА, С. С. МОРЩИХИНА, Е. В. СИМАЧЕВА, Р. А. УДАЛОВА

ЦВЕТКОВЫЕ, ИЛИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

(MAGNOLIOPHYTA, ИЛИ ANGIOSPERMAE)



ОТДЕЛ ЦВЕТКОВЫЕ, ИЛИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

(MAGNOLIOPHYTA, ИЛИ ANGIOSPERMAE)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Цветковые растения представляют собой самый большой отдел растительного мира, насчитывающий более 390 семейств, около 13 000 родов и, вероятно, не менее 240 000 видов. По числу видов он значительно превосходит все остальные группы высших растений, взятые вместе. Цветковые растения произрастают во всех климатических зонах и в самых различных экологических условиях — от тропических лесов до тундры, от болот до пустынь и от морских побережий до высочайших гор. Они составляют основную массу растительного вещества биосферы и являются самой важной для человека группой растений. Все важнейшие культурные растения, в том числе хлебные злаки и почти все овощи и плодовые деревья, относятся к цветковым растениям.

Чем же отличаются цветковые растения от других отделов высших растений?

От всех остальных отделов высших растений, за исключением голосеменных, цветковые отличаются образованием с е м е н и. Представители обоих этих отделов являются растениями семенными, в то время как все остальные отделы являются бессемянными (расселение у них происходит посредством спор, а не семян). От голосеменных же цветковые отличаются прежде всего тем, что семязачатки (семяпочки) у них заключены в более или менее замкнутую полость завязи (образованной одним или несколькими сросшимися плодолистиками), почему их чаще всего называют покрытосеменными (Angiospermae — название, введенное английским ботаником Дж. Линдли в 1830 г). Благодаря тому что семязачатки заключены в полость завязи, пыльца попадает не непосредственно на микропиле семязачатка, а на рыльце. Наличие рыльца (которое у примитивных форм тянется вдоль шва плодолистика) является характернейшей особенностью цветковых растений и фактически главным отличием цветка от стробилов голосеменных. На этом основании в 1901 г. известный французский ботаник Ф. Ван Тигем предложил называть цветковые растения рыльцевыми (Stigmateae), что однако не было принято.

Очень характерны также гаметофиты цветковых растений, которые до крайности редуцированы и миниатюризированы, что позволяет им развиваться значительно более ускоренными темпами, чем гаметофиты голосеменных. Как женский, так и мужской гаметофит образуются в результате минимального числа митотических делений и минимального количества строительного материала. Развитие даже относительно более сложного женского гаметофита (так называемого зародышевого мешка) осуществляется путем всего лишь трех митотических делений (которым предшествует два мейотических деления мегаспороцита, т. е. материнской клетки мегаспоры), в то время как у голосеменных женский гаметофит развивается в результате самое меньшее восьми делений. Развитие мужского гаметофита цветковых растений вместе с процессом гаметогенеза сводится лишь к двум митотическим делениям.

В связи с крайним упрощением гаметофитов цветковых растений и резким сокращением их онтогенеза они утратили гаметангии — антеридии и архегонии. Половое поколение цветковых растений лишилось, таким образом, половых органов. В результате формирование самих гамет, особенно мужских гамет (так называемых спермиев), также ускоряется и они крайне упрощаются. Как мы уже знаем из предыдущего тома «Жизни растений», эволюция в сторону сокращения стадий развития гаметофитов и ускорения их онтогенеза началась уже среди голосеменных, где некоторые хвойные, а также роды гнетум и вельвичия приблизились к цветковым растениям по степени редукции и строению мужского гаметофита, а гнетум и вельвичия также по лишенному архегониев женскому гаметофиту. Однако гаметофиты цветковых растений достигли максимально возможного упрощения и более ускоренного развития.

Одной из характернейших особенностей цветковых растений является так называемое двойное оплодотворение, резко отличающее их от всех остальных групп растительного мира. Как об этом читатель узнает подробнее из дальнейшего изложения, этот процесс заключается в том, что один из двух образующихся в мужском гаметофите спермиев (мужских гамет) сливается с яйцеклеткой (собственно оплодотворение), а другой — с двумя свободными или уже слившимися, так называемыми полярными ядрами женского гаметофита (тройное слияние). В результате слияния одного из спермиев с яйцеклеткой образуется зигота; в результате же тройного слияния — первичное ядро эндосперма, который представляет характерную для цветковых растений питательную ткань, служащую для питания развивающегося из зиготы зародыша.

В связи с тем что пыльцевые зерна у цветковых попадают не непосредственно на микропиле, как у подавляющего большинства голосеменных, а на рыльце, в оболочке пыльцевых зерен происходят значительные морфологические и биохимические изменения. В частности, в экзине появляются новые структурные элементы, усложняющие ее строение.

В отличие от большинства голосеменных для большинства цветковых растений характерно наличие в ксилеме наряду с трахеидами также сосудов, которые отсутствуют только у некоторых примитивных групп покрытосеменных. Значительные различия имеются также в строении флоэмы: ситовидные элементы всех цветковых растений снабжены так называемыми клетками-спутницами, отсутствующими у голосеменных.

Все это позволяет утверждать, что в целом цветковые растения достигли более высокого уровня эволюционного развития, чем голосеменные. Подобно тому как млекопитающие являются самой высокоразвитой группой в мире животных, цветковые растения представляют собой самую подвинутую группу в мире растений.

ДРЕВЕСНЫЕ И ТРАВЯНИСТЫЕ ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ И ИХ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ

Все разнообразие форм роста цветковых растений можно свести к двум основным типам — древесному и травянистому. Древесные растения характерны для лесов и различного рода кустарниковых сообществ, но отсутствуют или играют лишь второстепенную роль в степях, лугах и родственных им сообществах, где царствуют травы. Имеется огромное разнообразие древесных и особенно травянистых растений, которые, в свою очередь, подразделяются на отдельные типы форм роста, или жизненных форм. Существуют также промежуточные формы между древесными и травянистыми растениями, которые не всегда легко отнести к тому или иному типу. В таких случаях ответ часто может дать только специальное анатомическое исследование проводящей системы стебля, ее ксилемы. Дело в том, что для древесных растений, будь то огромные деревья или небольшие кустарнички, характерно наличие активно действующего камбия, производящего в стеблях и корнях ясно выраженные слои вторичной ксилемы. У травянистых растений, как правило, активный камбий отсутствует или же имеется в зачаточной форме.

Число видов травянистых цветковых растений в настоящее время значительно превышает число видов деревьев и кустарников. Бросается в глаза преобладание трав среди высших групп двудольных, характеризующихся сростнолепестным венчиком, и особенно среди однодольных, где фактически нет настоящих древесных растений. Напротив, среди наиболее примитивных групп двудольных древесные формы решительно преобладают. Поэтому невольно напрашивается вывод, что в процессе эволюции травы возникли из древесных форм. К подобному же выводу приводит сравнение цветковых растений с голосеменными. Как известно, среди голосеменных растений нет трав и все они характеризуются вторичным ростом и наличием более или менее развитой вторичной древесины. Более того, имеются основания предполагать, что сами голосеменные растения произошли от одной из древнейших групп разноспоровых папоротниковидных, обладавших вторичным ростом. Поэтому если цветковые растения действительно произошли от голосе-

менных, как думают большинство ученых, то естественно предположить, что первичный тип цветкового растения представлял собой древесное растение — дерево или кустарник.

Идея вторичности травянистого типа цветковых была впервые высказана независимо друг от друга несколькими выдающимися ботаниками — русским ботанико-географом и палеоботаником А. Н. Красновым (1899), американским анатомом Ч. Джеффри (1899) и немецким систематиком Х. Халлиром (1901). В книге «География растений» Краснов писал: «Однолетние и травянистые типы растительности суть новейшие типы. Флора древнейших геологических эпох с ними не была знакома. Они являются со средины третичного периода, получая все больше и больше преобладания по мере приближения к современной нам эре». Хотя по более новым данным отдельные травянистые цветковые растения появляются еще в меловом периоде, Краснов был, несомненно, прав, считая их более молодыми. Очень убедительные, чисто анатомические доказательства вторичности травянистых форм были приведены Джеффри в целом ряде работ начиная с 1899 г. В дальнейшем этот вопрос был детально разработан рядом ботаников, главным образом анатомов.

Если мы сравним анатомическое строение стебля травянистого растения, особенно его нижней части, с молодыми годовалыми ветвями родственного древесного растения, то нам будет легче понять, каким образом древесное растение могло в процессе эволюции превратиться в травянистое. Так, если мы сравним травянистые и древесные (кустарниковые) виды таких родов, как пион (Paeonia) или зверобой (Hypericum), то убедимся в значительном сходстве структуры травянистых стеблей с годовалыми ветвями древесных форм. Из этого можно сделать вывод, что у травянистых растений произошло сокращение жизненного цикла и связанное с этим прекращение вторичного роста. Как показали исследования американских анатомов Э. Синнотта и И. Бэйли (1914, 1915), главным фактором в возникновении травянистых стеблей была редукция количества вторичной древесины в результате уменьшения камбиальной активности. Значительную роль играет при этом также возрастающая паренхиматизация, происходящая главным образом за счет расширения сердцевинных лучей.

Из всего сказанного можно сделать вывод, что эволюционное превращение древесных форм в травянистые произошло в результате постепенного ослабления и, наконец, полного или почти полного прекращения активности камбия. Жизненный цикл постепенно сокращается, активность камбия затухает, и структура становится все более травянистой. В процессе превращения древесной формы в травянистую развитие как бы останавливается на самой ранней, «травянистой» фазе, что, конечно, сопровождается большей или меньшей модификацией исходного типа структуры. Поэтому анатомическое строение травянистых видов тех родов, где есть как травы, так и древесные формы, во многом похоже на строение ювенильной фазы родственного древесного вида. Таким образом, можно утверждать, что травы произошли от древесных форм в результате неотении.

Превращение древесных форм в травянистые началось, вероятно, еще на заре эволюции цветковых растений, но с течением времени оно шло все более быстрыми темпами и в конце концов приобрело те широкие масштабы, которые охватили все главные линии их развития. Этот процесс происходил независимо и в разное время в самых далеких друг от друга группах цветковых растений.

Формирование травянистых форм происходило в самых разных климатических условиях и в самых разных экосистемах. Но во всех случаях, будь то условия тропического леса, пустыни или тундры, возникновение трав связано с факторами, которые в тех или иных отношениях более благоприятны для развития трав, чем для развития древесных растений.

Во влажных тропических и субтропических лесах с их сложной структурой сообщества имеются многочисленные экологические ниши, которые могут быть успешно заполнены именно травами. Так, бесчисленное количество травянистых цветковых растений возникло в этих лесах в результате приспособления к лазящему, лиановому и особенно эпифитному образу жизни. Хотя эпифитами бывают нередко также небольшие деревца и кустарники, но, несомненно, травы могут значительно лучше приспособиться к эпифитному образу жизни, чем древесные растения, что в равной степени относится и к папоротникам. То же самое можно сказать о паразитах и особенно о сапрофитах, а также о водных растениях. Многие травы возникли в результате гидрофильной эволюции. К водной среде травы приспособлены лучше, чем кустарники, а тем более деревья.

Если в лесах условия, способствовавшие возникновению трав, были чисто биотические, т. е. связаны с экологическими отношениями между членами растительного сообщества, то в высокогорьях, полярных и аридных областях определяющими были климатические факторы. Одним из важнейших факторов формирования травянистых форм было приспособление к холодному климату с характерным для него коротким вегетационным периодом. Современная арктическая растительность, так же как растительность высокогорий, состоит преимущест-

венно или даже исключительно из кустарничков и многолетних трав. Расселение цветковых растений в полярные и альпийские зоны с их суровым климатом, с постоянными холодными ветрами и укороченным вегетационным сезоном неизбежно привело к возникновению форм с укороченным жизненным циклом. Продвигаясь в полярные области и в высокогорья, древесные формы постепенно редуцировались и превратились в кустарнички и многолетние травы. И те и другие хорошо приспособлены к холодному климату, гораздо лучше, чем деревья и кустарники. Благодаря низкорослости в течение вегетационного сезона они эффективно используют преимущества более теплого приземного слоя воздуха, а зимой оказываются под защитой мощного снегового покрова.

В аридных областях, т. е. в областях с засушливым климатом, травянистые цветковые растения по количеству видов, а тем более особей обычно являются доминирующими во флоре. Но в то время как в полярных областях и в высокогорьях они представлены преимущественно многолетними видами, в аридных странах произошла массовая выработка однолетних форм. Флора некоторых типов пустынь, например эфемеровых пустынь Средней Азии, состоит главным образом из однолетних трав, способных максимально интенсивно использовать очень короткий влажный сезон.

Репродуктивная фаза, т. е. цветение и плодоношение, наступает у трав рано и с минимальной затратой материала на построение вегетативных органов, а семенная продукция (урожайность) по сравнению с вегетативной массой достигает максимума. Можно с полным основанием утверждать, что травы более урожайны, чем деревья и кустарники. Не менее очевидно и то, что расселение травянистых видов происходит значительно быстрее, чем деревьев и кустарников. Более быстрая, чем у древесных растений, смена поколений определяет и более высокие темпы эволюции трав. Благодаря этим особенностям травы, особенно однолетние, быстро распространились по земле, достигли очень большого разнообразия форм, приспособились в процессе эволюции ко всем возможным экологическим условиям и стали играть очень большую, во многих случаях доминирующую роль в растительном покрове. В то же время развитие травянистых цветковых растений имело исключительное значение для эволюции животного мира, особенно травоядных млекопитающих, наземных птиц и многих групп насекомых.

Превращение древесных цветковых растений в травянистые было главным, но не единственным направлением в эволюции «формы роста». В некоторых, и притом иногда далеких друг от друга, линиях развития цветковых шел до некоторой степени противоположный процесс одревеснения стебля и возникновения вторичного древесного (точнее древовидного) типа из травянистого. Таково, например, происхождение древовидных форм маревых, в том числе саксаула, или же древовидных форм однодольных, например агавы, драцены, юкки, пальм и бамбуков. Систематические связи всех бесспорно вторичных древовидных форм говорят о том, что они произошли от более примитивных травянистых предков. Но в полном согласии с хорошо известным в теории эволюции принципом (или даже законом) необратимости, при вторичном возникновении древесного стебля его утолщение и одревеснение происходят иначе, чем у первичных древесных типов. Эти процессы протекают иначе, потому что исходный эволюционный материал с его сильно паренхиматизированным стеблем структурно и функционально слишком удалился от первичного древесного стебля. Поэтому мало вероятно, чтобы вторичная древовидная форма могла на совершенно новой структурной и физиологической основе восстановить прежний механизм развития древесного стебля, представляющий собой продукт длительной эволюции. Вследствие этого обычный для древесных растений монокамбиальный способ вторичного роста оказался здесь неосуществимым, и камбий, в тех случаях, когда он еще сохранился, может откладывать только один слой прироста. Поэтому вторичный рост вторичных древесных форм происходит атипически (аномально), путем последовательно возобновляющихся колец прироста. Эта аномалия заключается в замещении первоначального слоя нормального камбия другими, вторично образующимися его слоями, развивающимися в перицикле или в коре. В результате образования нескольких последовательно появляющихся и сменяющих друг друга слоев камбия возникает вторичная ткань с чередующимися концентрическими слоями ксилемы и флоэмы. Вторичные древовидные формы с поликамбиальным способом вторичного роста характерны, например, для представителей семейства маревых, в том числе для упомянутого уже нами саксаула.

Совершенно иначе возникают древовидные формы у однодольных. Так как активность первичного камбия была утеряна еще далекими предками однодольных, то вторичный рост у древовидных их форм или отсутствует, или происходит очень своеобразными способами. У большинства пальм «ствол» достигает значительной толщины только в результате первичного роста, происходящего непосредственно под верхушечной (апикальной) меристемой. Но у некоторых пальм, алоэ, агавы, юкки, драцены, кордилине

и близких родов, а также у ряда других однодольных наблюдается довольно своеобразный вторичный рост, который достигается у них посредством особого типа камбия, образующегося в паренхиме снаружи от всей системы проводящих пучков.

ЭВОЛЮЦИЯ ПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЫ

Из вводной главы предыдущего тома мы уже знаем, что проводящая система цветковых растений достигла наиболее высокого уровня эволюционного развития. Проводящая система у цветковых растений оказалась значительно более совершенной, чем у голосеменных (рис. 1), а тем более у папоротников и других групп высших растений. Впрочем, некоторые из наиболее примитивных представителей ныне живущих двудольных, такие, как виды семейства винтеровых (Winteraceae) и роды трохоцендрон (Trochodendron) и тетрацентрон (Tetracentron), по строению проводящей систе-

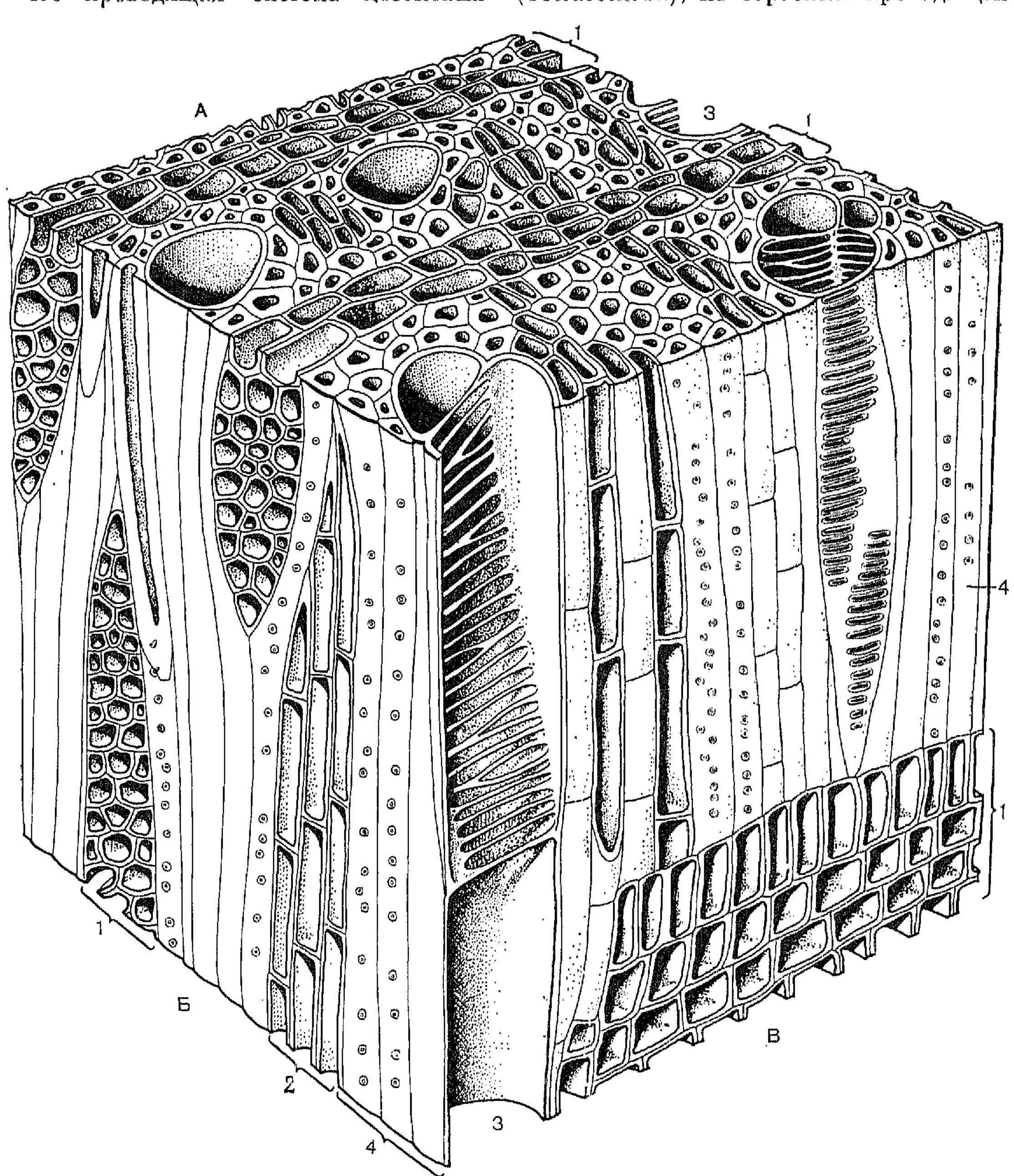


Рис. 1. Трехмерная блок-диаграмма древесины дегенерии фиджийской (Degeneria vitiensis).
А — поперечный разрез. *Б* — тангентальный разрез. *В* — радиальный разрез: *1* — древесинные лучи; *2* — древесинная паренхима; *3* — сосуд; *4* — волокна.

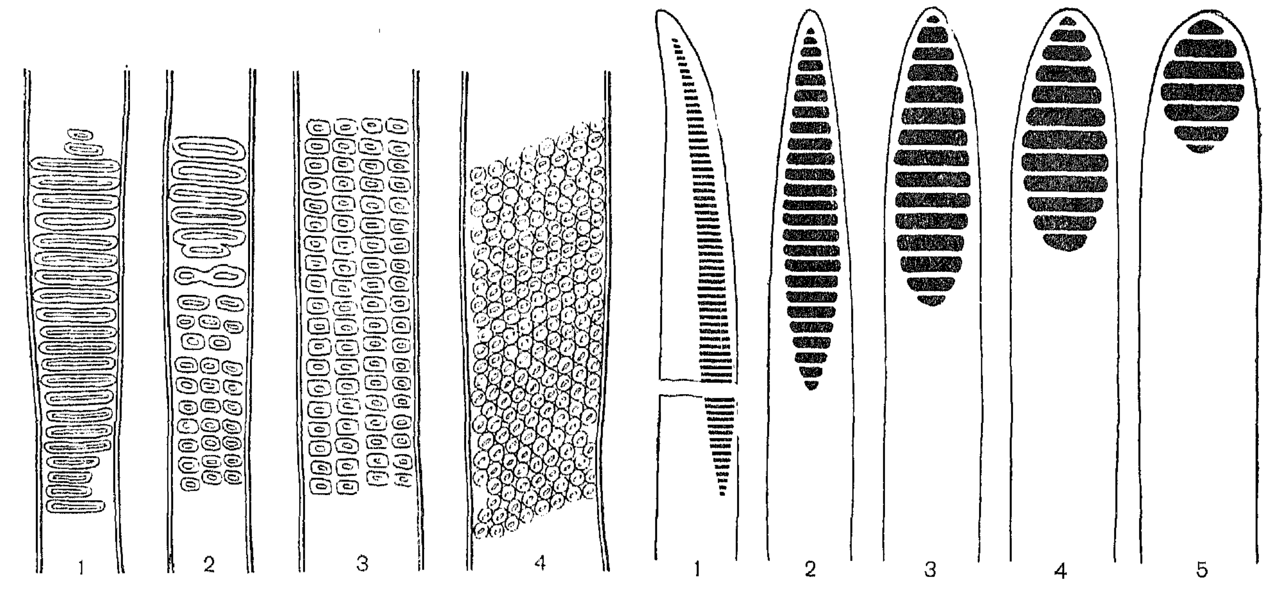


Рис. 2. Различные эволюционные типы боковой поровости сосудов:

1 — лестничная у иллициума мелкоцветкового (Illicium parviflorum); *2* — промежуточная у магнолии виргинской (Magnolia virginiana); *3* — супротивная у тюльпанного дерева (Liriodendron tulipifera); *4* — очередная у миндаля Фенцля (Amygdalus fenzliana), увел. 400.

Рис. 3. Стадии эволюции лестничной перфорации (*1—5*) от примитивной перфорации с многочисленными перекладинами (*1*) до специализированной, имеющей только несколько перекладин (*5*).

мы мало чем отличаются от примитивных представителей голосеменных типа современных саговниковых или вымерших беннеттитовых. У названных родов нет сосудов, а имеются только трахеиды. В протоксилеме эти трахеиды с кольчатыми и спиральными утолщениями, в метаксилеме обычно лестничные. Бессосудистые формы имеются также среди немногих травянистых двудольных и у ряда однодольных. Конечно, иногда отсутствие сосудов у травянистых растений — явление вторичное (у рясковых).

Лишь у относительно немногих цветковых растений сохранилась бессосудистая ксилема. У подавляющего их большинства наряду с трахеидами имеются также сосуды, являющиеся основными водопроводящими элементами. В отличие от трахеиды каждый членик сосуда (каждый его клеточный элемент) имеет сквозные отверстия, называемые **перфорациями** (от лат. perforare — пробуравливать). Наиболее примитивные членики сосудов очень похожи веретеновидной формой и заостренными концами на трахеиды. Они очень длинные, узкие, в поперечном сечении угловатые, тонкостенные, не имеют конечной стенки или с очень слабо выраженной и очень косой конечной стенкой (рис. 3). Боковые стенки таких сосудов (рис. 2) имеют еще лестничные окаймленные поры (лестничную поровость), а перфорационная пластинка, т. е. место соприкосновения и сообщения двух соседних члеников, состоит из многочисленных (иногда до 100—150) лестничных перекладин, чередующихся с продолговатыми перфорациями. Один из крупнейших анатомов прошлого столетия, немецкий ботаник Антон де Бари (1877) впервые высказал мысль, что лестничная перфорация члеников сосудов возникла из лестничной поровости трахеид в результате исчезновения замыкающих пленок пор в местах соприкосновения налегающих друг на друга стенок соседних трахеид. В эволюционном смысле от лестничной трахеиды до членика сосуда с лестничной перфорацией лишь один шаг, и неудивительно поэтому, что сосуды возникли независимо и гетерохронно в разных линиях развития цветковых растений. Они возникли не только совершенно независимо у двудольных и однодольных, но появились независимо даже в разных группах как двудольных, так и однодольных. Превращение лестничных трахеид в членики сосудов — один из ярких примеров параллельной эволюции.

Как и все другие структурные элементы, членики сосудов в процессе эволюции совершенствуются. Длина их постепенно уменьшается, они становятся шире и в большинстве случаев приобретают более толстые стенки. Сечение их на поперечном срезе становится округлым, лестничные боковые поры заменяются более или менее округлыми окаймленными порами, которые располагаются сначала в горизонтальных рядах (супротивная поровость), а затем расположение их становится очередным, в виде косых рядов (очередная поровость, рис. 2). Возни-

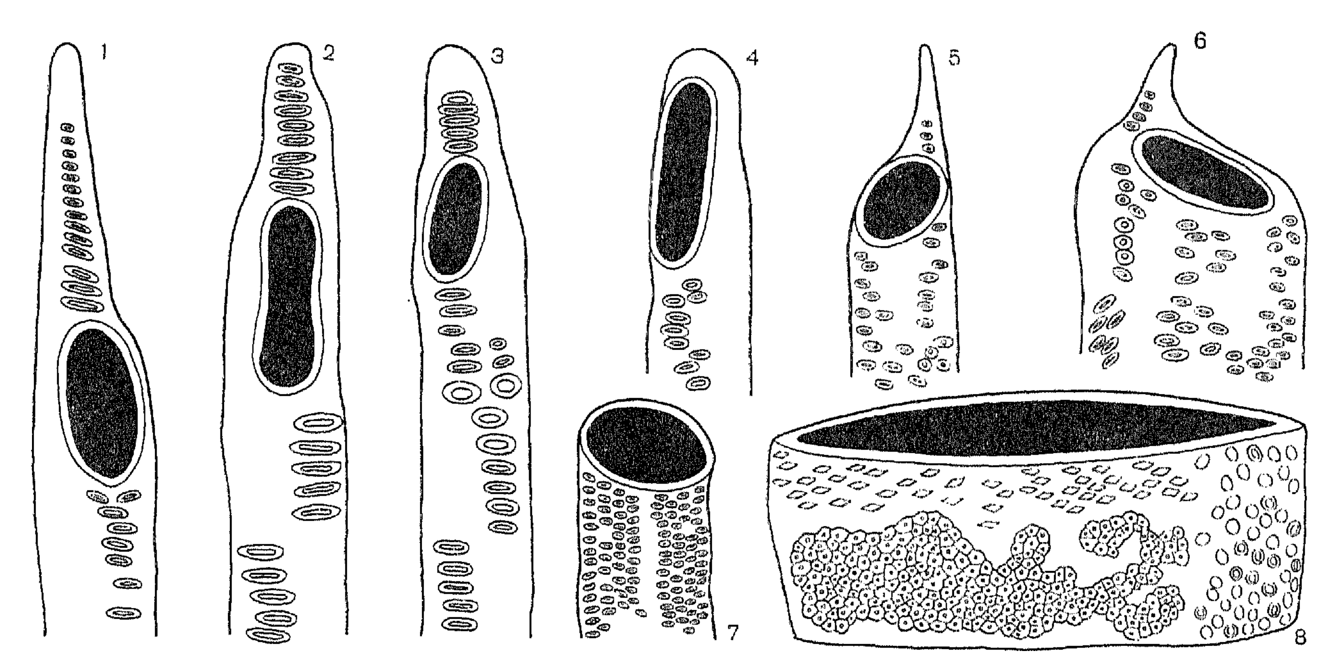


Рис. 4. Стадии эволюции члеников сосудов с простой перфорацией:
1 — магнолия крупнолистная (Magnolia macrophylla); 2 — магнолия лилиецветковая (M. liliflora); 3 — магнолия кобус (M. kobus); 4 — магнолия голая (M. denudata); 5 — яблоня Зибольда (Malus sieboldii); 6 — камфорный лавр (Cinnamomum camphora); 7 — бакхарис лебедолистный (Baccharis halimifolia); 8 — шелковица белая, или тут (Morus alba), увел. 250.

кают ясно выраженные конечные стенки, на первых этапах эволюции еще очень косые. Постепенно они принимают поперечное положение, т. е. располагаются под прямым углом к длине сосуда. По мере укорочения длины и увеличения диаметра члеников сосуда отверстия в лестничной перфорационной пластинке расширяются, число перекладин уменьшается, и в конце концов после исчезновения всех перекладин образуется одна большая перфорация, называемая простой (рис. 4). Простая перфорация — это наиболее совершенный тип сквозного отверстия между члениками сосудов, так как сопротивление току жидкости сведено здесь к минимуму. Высшим, наиболее совершенным типом членика сосуда является короткий бочонкообразный членик, ширина которого превосходит его длину (рис. 4). Эволюция члеников сосудов — один из самых ярких и наиболее документированных примеров приспособительной эволюции. Это также пример эволюционного ряда, который завершается кульминационным типом, представляющим собой конечное звено в цепи структурных преобразований.

Эволюция ситовидных трубок цветковых растений также начинается с очень примитивных типов, близких к ситовидным клеткам голосеменных. Членики ситовидных трубок отличаются от ситовидных клеток голосеменных главным образом наличием ясно выраженных ситовидных участков, представляющих собой более тонкие места (углубления) первичной стенки, пронизанные порами, через которые протопласты соседних члеников сообщаются посредством связующих тяжей. Предполагают, что поры обычно возникают из каналов плазмодесм путем их ферментативного «рассверливания». Эти ситовидные участки представляют собой видоизмененные первичные поровые поля обыкновенных паренхимных клеток. Связующие тяжи ситовидных участков значительно толще плазмодесм первичных поровых полей, и, кроме того, каждая пора в ситовидном участке обычно содержит маленький каллозовый цилиндр, через который проходит тяж (каллоза — полисахарид, состоящий из остатков глюкозы, соединенных в спиральную цепочку). У голосеменных связующие тяжи еще тонкие и похожи на обыкновенные плазмодесмы, но у цветковых растений они достигают часто значительной толщины. В процессе эволюции происходит постепенное утолщение связующих тяжей и окружающих их каллозовых трубок.

На более ранних стадиях эволюции ситовидных трубок все ситовидные участки данного членика одинаковы, но затем начинают выделяться участки с более развитыми каллозовыми трубками. Такие, более специализированные ситовидные участки обычно локализуются на определенных стенках члеников, чаще всего на конечных. Части стенки, несущие такие, более специализированные ситовидные участки, называются ситовидными пластинками. Ситовидная пластинка может

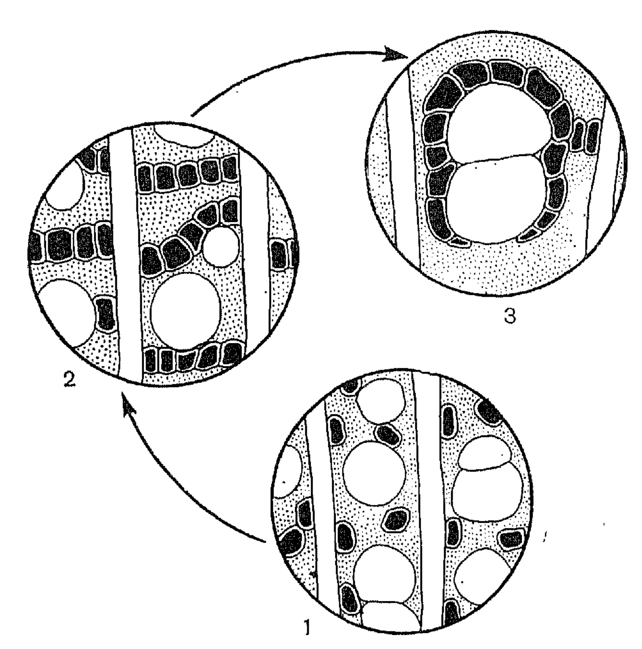


Рис. 5. Схема эволюции основных типов древесинной паренхимы:

1 — диффузная; *2* — метатрахеальная; *3* — вазицентрическая, или околососудистая.

состоять из нескольких или многих ситовидных участков (с лестничным, сетчатым или иным их расположением). Такая пластинка носит название сложной. Если ситовидная пластинка состоит из одного ситовидного участка, ее называют простой.

Наиболее примитивные формы ситовидных трубок состоят из довольно длинных узких и заостренных члеников с очень косыми конечными стенками и с более или менее одинаковыми ситовидными участками на конечных и боковых стенках. Подобно конечным стенкам члеников сосудов, конечные стенки члеников ситовидных трубок в процессе эволюции постепенно принимают все менее наклонное положение и в конце концов часто становятся поперечными, т. е. располагаются под прямым углом к боковым стенкам. Одновременно с этим происходит постепенная локализация ситовидных участков на конечных стенках. При этом сложные ситовидные пластинки переходят в простые, более приспособленные для транспорта ассимилятов в растении. Этот процесс аналогичен превращению лестничной перфорации члеников сосудов в простую. В обоих случаях совершенствуется механизм передвижения жидкостей.

Наконец, в процессе эволюции цветковых растений происходило уменьшение длины и увеличение диаметра члеников ситовидных трубок, что, однако, не привело здесь к тем очень коротким и широким бочонкообразным отдельностям, которые встречаются у высокоспециализированных сосудов.

Наблюдается определенная корреляция в эволюции ситовидных трубок и сосудов, и, как правило, уровень специализиции ситовидных трубок соответствует уровню развития сосудов.

ЗАПАСАЮЩИЕ И ОПОРНЫЕ ТКАНИ СТЕБЛЯ

В древесине мы обычно встречаем не только проводящие элементы, но и запасающие живые паренхимные ткани и опорные механические элементы.

Как мы уже знаем из вводной главы предыдущего тома «Жизни растений», паренхима в древесине существует, как правило, в виде двух модификаций. Группы живых клеток, собранных в горизонтальные (радиальные) полосы, называются д р е в е с и н н ы м и или к с и л е м н ы м и лучами. Паренхимные клетки, собранные в вертикальные тяжи, тянущиеся вдоль стебля, образуют д р е в е с и н н у ю, или т я ж е в у ю, паренхиму. Вся система живых запасающих клеток образует единую, интегрированную систему, отдельные звенья которой обычно более или менее соприкасаются на том или ином уровне. На трехмерной блок-диаграмме (рис. 1) хорошо видно расположение обоих типов запасающих тканей.

Древесинные лучи бывают двух типов. У более примитивных цветковых растений они состоят из морфологически различных типов — стоячих (вытянутых по длине стебля или корня) и лежачих (вытянутых по радиусу). Такие лучи называются г е т е р о ц е л л ю л я р н ы м и или г е т е р о г е н н ы м и. У более подвинутых цветковых растений (так же как у высших голосеменных) лучи г о м о ц е л л ю л я р н ы е (г о м о г е н н ы е), т. е. состоят из одинаковых, притом только лежачих (радиально вытянутых) клеток. Многочисленными исследованиями по сравнительной анатомии древесин цветковых растений твердо установлено, что эволюция лучей шла от гетероцеллюлярного типа к гомоцеллюлярному. Лежачие клетки, очевидно, лучше приспособлены для передачи пластических веществ в радиальном направлении (в зону быстрого роста клеток), что привело, вероятно, к переходу гетероцеллюлярного типа в гомоцеллюлярный.

Что касается осевой древесинной паренхимы, то наблюдаются очень различные типы ее распределения (рис. 5). Самым примитивным типом считается так называемая д и ф ф у з н а я (рассеянная) паренхима, характеризующаяся тем, что одиночные паренхимные тяжи или клетки разбросаны (при рассматривании на поперечном срезе) в беспорядке между водопроводящими элементами. Как показали специальные

статистические исследования американского анатома Д. А. Крибса (1937), имеется точная корреляция между диффузной паренхимой и лестничной перфорацией сосудов. В стеблях с лестничной перфорацией сосудов, а тем более в бессосудистых стеблях паренхима диффузного типа решительно преобладает. Из диффузной паренхимы в процессе эволюции возникла более специализированная паренхима, характеризующаяся тем, что на поперечном разрезе стебля наблюдается скопление паренхимы в виде концентрических (тангентальных) прослоек, большей частью независимых от сосудов. Это так называемая метатрахеальная (от греч. meta — вне, за пределами и tracheios — горло) паренхима. Если скопление паренхимных клеток образует более или менее непрерывный слой различной толщины только в конце слоя прироста, то такая паренхима называется терминальной. Наиболее совершенным типом является древесинная паренхима, тесно связанная с сосудами и образующая вокруг них обкладку различной толщины. Такая паренхима называется околососудистой или вазицентрической (от лат. vas — сосуд и centrum — центр). В функциональном отношении она представляет, несомненно, значительный шаг вперед.

Что касается опорной системы, то в древесине цветковых растений она состоит из различного типа волокнистых элементов. В древесинах наиболее примитивного типа, особенно в древесинах, лишенных еще сосудов, такими элементами являются трахеиды. Однако даже на этой ранней стадии эволюции уже намечается более или менее ясно выраженное разделение функций между широкими тонкостенными трахеидами ранней древесины и более узкими толстостенными трахеидами поздней древесины. Если первые исполняют главным образом водопроводящую функцию, то вторые играют, вероятно, преимущественно механическую роль. Как читатель уже знает из вводной главы предыдущего тома, в процессе эволюции цветковых растений из типичных трахеид возникли более специализированные для опорной функции волокнистые трахеиды, которые, в свою очередь, дали начало древесинным (ксилемным) волокнам, или волокнам либриформа (см. рис. 9 на с. 21 предыдущего тома «Жизни растений»).

КОРЕНЬ

О строении и функциях корня и о различных его модификациях мы знаем гораздо меньше, чем о стебле и листе. Одной из причин этого являются определенные технические трудности, связанные с изучением подземных органов вообще. Однако за последние десятилетия корни, их строение и функции, вызывают большой интерес, и теперь мы знаем о них гораздо больше, чем было известно ботаникам в прошлом столетии или даже в первой половине нашего века.

Зачаток корня, или корешок (зародышевый корень), имеется уже в семени. При прорастании семени корешок превращается в главный, или первичный, корень. По бокам главного корня развиваются боковые корни, зачатки которых появляются ближе к его верхушке. Большинство двудольных характеризуется преобладающим ростом главного корня (он развивается сильнее, чем боковые корни) и корневая система называется поэтому стержневой. У однодольных растений, а также у многих травянистых двудольных (например, у лютика и подорожника) главный корень рано отмирает или развивается слабо и корневая система образуется из так называемых придаточных корней, формирующихся у основания воздушного стебля или на видоизмененных подземных стеблях. Эти более или менее одинаково развитые придаточные корни и их боковые корни образуют так называемую мочковатую корневую систему. У многих растений придаточные корни могут образовываться также на воздушных стеблях (воздушные корни), а иногда даже на листьях.

Корни исполняют иные функции, чем стебли, и поэтому неудивительно, что и строение их во многом совершенно иное. Корню не нужна жесткая структура стебля, но в то же время он должен быть достаточно прочным и гибким, чтобы надежно удерживать растение в почве, особенно при сильном ветре. Поэтому ксилема вместе с механической тканью сосредоточены в центре корня, где они придают ему максимальную прочность на разрыв, а также обеспечивают предельную гибкость.

В отличие от воздушных стеблей корням приходится прокладывать путь в твердой, нередко в очень твердой почве. Поэтому нежная точка роста корня, ее апикальная меристема, надежно защищена от повреждений при трении о твердые частицы почвы специальным образованием, называемым корневым чехликом. Корневой чехлик небольшой, длиной обычно меньше 1 мм. Он состоит из рыхло расположенных тонкостенных клеток. При прохождении корня через почву эти клетки постепенно стираются и заменяются новыми, так что кончик корня все время остается защищенным. Однако было бы неправильно думать, что функция корневого чехлика ограничивается только защитой точки роста. Читатель, конечно, знает, что для корня характерен положительный геотропизм. Как показали специальные исследования, у корней зона, воспринимающая гео-

тропическое раздражение (т. е. влияние силы тяжести), находится именно в корневом чехлике. В этом очень легко убедиться: растения, у которых корневой чехлик нетрудно удалить (например, злаки), геотропическую реакцию утрачивают, но после регенерации чехлика она у них вновь восстанавливается. Положительный геотропизм корня — явление довольно сложное, и многое в нем нам еще неизвестно. Но уже давно было высказано предположение, что восприятие геотропического раздражения связано с перемещением в клетках корневого чехлика особых тяжелых частиц, чаще всего крупных крахмальных зерен. В зависимости от ориентации корня эти частицы оказывают давление на различные участки эктоплазмы, вызывая там соответствующее возбуждение. Однако характер этого возбуждения пока неясен.

Корень не только исполняет чисто механическую, якорную функцию, но и служит также для активного всасывания воды, ионов минеральных солей, некоторых продуктов жизнедеятельности почвенных микроорганизмов и корневых выделений других растений. Ионы калия, кальция, магния и фосфора и органические молекулы соединений азота и серы в результате действия корневого давления и транспирации передвигаются по ксилеме в стебли и листья. Огромную роль в процессе всасывания играют крошечные к о р н е в ы е в о л о с к и, расположенные вблизи кончика корня. Каждый корневой волосок представляет собой вырост поверхностной клетки корня. Полость корневого волоска является продолжением полости клетки, причем ядро клетки переходит в корневой волосок. Благодаря наличию корневых волосков всасывающая поверхность корня увеличивается примерно в 18 раз. Наружные слои очень нежной и тонкой стенки корневого волоска слизистые, они сливаются с почвенными коллоидами, что в сильной степени способствует всасывающей деятельности.

Корни выполняют и другие функции. В корнях синтезируются гормоны роста, алкалоиды и другие физиологически активные вещества.

Архитектура корневой системы, степень ее развития и глубина проникновения в почву очень различны у представителей разных систематических групп и разных жизненных форм. Она в сильной степени зависит также от климатических и почвенных условий, в первую очередь от распределения воды в почвенных горизонтах. Наиболее слабо развита корневая система у однолетних растений. Но она расположена очень неглубоко также у ряда многолетних растений, в частности у большинства кактусов, злаков и других растений. В то же время у многих ксерофитов корни проникают на очень большую глубину, особенно там, где вода залегает далеко от поверхности. У верблюжьей колючки (виды рода Alhagi, семейство бобовых) корни столь длинные, что достигают грунтовых вод. В растительных сообществах у растений разных ярусов корневые системы располагаются на разной глубине, что дает возможность более полного использования почвы и более мирного сосуществования разных жизненных форм.

Одним из интереснейших явлений в биологии корня является более или менее взаимовыгодное сожительство с грибами. Оно носит специальное название м и к о р и з ы (что буквально означает «грибокорень»), и ему посвящена большая литература. За исключением водных и паразитных растений, ряда однолетних, гречишных, крестоцветных, осоковых и немногих других микориза характерна для подавляющего большинства цветковых растений (вероятно, не менее 90%). Многие растения, такие, как орхидные, а особенно растения, полностью перешедшие к сапрофитному образу жизни, настолько тесно связаны с грибами, что не могут развиваться без заражения микоризным грибом. Другие растения, например многие лесные деревья и кустарники, могут расти и без микоризы, но при заражении грибом развиваются значительно лучше. Наконец, ряд растений, таких, как береза, липа, многие кустарники, нередко имеющие микоризу, в благоприятных условиях питания хорошо развиваются и без заражения грибом.

Микориза бывает двух разных типов (рис. 6). К первому типу относится э к т о м и к о р и з а (наружная микориза). Плотные сплетения гиф гриба оплетают корни растений толстым и плотным чехлом (гифовой мантией) и проникают, кроме того, в межклетники (но не в клетки) одного или нескольких наружных слоев коры. Под влиянием гормонов, выделяемых грибом, молодые корни обычно ветвятся и окончания их утолщаются. Корневые волоски при этом отмирают. Эктомикориза характерна для многих деревьев умеренной зоны, в том числе для дуба, березы и ивы, а также для некоторых кустарников и трав. Хотя гриб и оттягивает из корня углеводы, аминокислоты, а также, вероятно, другие органические вещества, в то же время он снабжает его неорганическими питательными веществами, которые ему легче поглощать из почвы, чем лишенному корневых волосков корню. Кроме того, будучи сапрофагом, гриб способен расщеплять некоторые недоступные растению органические соединения почвы. Очень важно также, что между грибом и корнем происходит обмен аминокислотами и физиологически активными веществами. Эктомикоризу образуют почти исключительно базидиомицеты (чаще гименомицеты, реже гастеро-

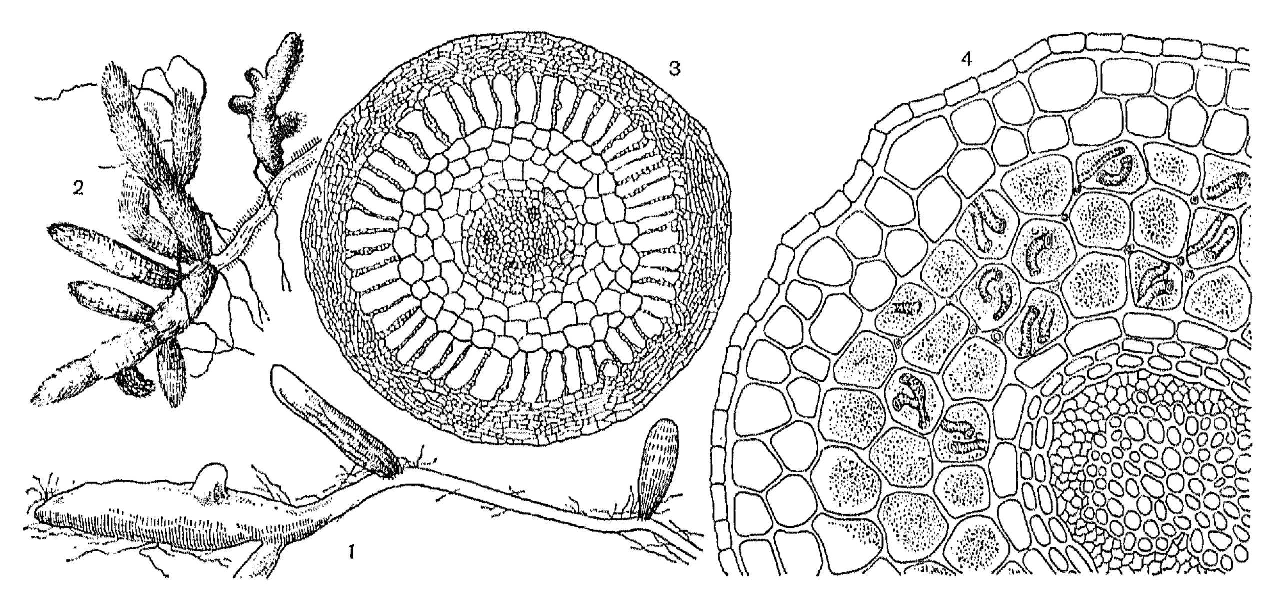


Рис. 6. Типы микориз.

Эктомикоризы: *1*, *2* — у дуба (Quercus sp.); *3* — поперечный разрез эктомикоризы бука (Fagus sp.). Эндомикориза: *4* — поперечный разрез эндомикоризы ясеня ланцетного (Fraxinus lanceolata).

мицеты), а также некоторые аскомицеты. Нередко в образовании микоризы участвует несколько видов грибов.

Гораздо более широкое, почти универсальное распространение имеет э н д о м и к о р и з а (внутренняя микориза). Ее можно наблюдать, например, у яблони, груши, земляники, томата, злаков, орхидных и многих других видов. Она характерна для большинства цветковых растений. При эндомикоризе грибной чехол вокруг корня не образуется, корневые волоски не отмирают, но гифы проникают гораздо глубже в ткани корня и внедряются в клетки коровой паренхимы. Существует несколько различных типов эндомикоризы, причем некоторые из них сильно отличаются друг от друга. У представителей большого семейства вересковых, например у вереска, арктоуса, грушанки, черники, клюквы и др., образуется особого типа эндомикориза, занимающая в некоторых отношениях промежуточное положение между типичной эктомикоризой лесных деревьев и высокоспециализированной эндомикоризой орхидных. Гифы проникают у них в клетки коры, образуя в них плотную массу, но в то же время оплетают корни рыхлым чехлом. При этом клубки гиф в клетках коры впоследствии перевариваются растением-хозяином, что вообще характерно для эндомикоризы. С другой стороны, микоризный гриб при соответствующих условиях может, в свою очередь, стать настоящим паразитом. В образовании микоризы типа вересковых участвуют оомицеты и зигомицеты.

Наиболее специализированный тип эндомикоризы можно наблюдать у орхидных. В отличие от эктомикоризы и микоризы вересковых у орхидных нет гифовой мантии вокруг корней и мицелий почти целиком находится внутри корня. Гифы гриба проникают из почвы в клетки коры корня, где образуют клубни, которые впоследствии перевариваются клетками растения-хозяина. В отличие от эктомикоризных грибов грибы, образующие микоризу орхидных, способны разлагать сложные органические вещества и снабжать корни продуктами их разложения, что имеет большое значение в сапрофитном питании орхидных. Микоризы типа орхидных имеются и у многих других растений, в частности у триурисовых и бурманниевых. Грибной компонент эндомикоризы почти всегда представлен оомицетами.

Очень велика роль микоризы в тропических дождевых лесах, где поглощение азота и других неорганических веществ происходит с участием микоризного гриба, который питается сапротрофно на опавших листьях, стеблях, плодах, семенах и пр. Основным источником минеральных веществ является здесь не сама почва, а почвенные грибы. Минеральные вещества поступают в корень непосредственно из гиф микоризных грибов. Таким путем обеспечивается более полное использование минеральных веществ и более полный их круговорот. Именно этим объясняется, что бóльшая часть корневой системы растений дождевых лесов находится в поверхностном слое почвы на глубине около 0,3 м.

Другим в биологическом отношении чрезвычайно важным, хотя гораздо менее распространенным явлением, чем микориза, служит сожи-

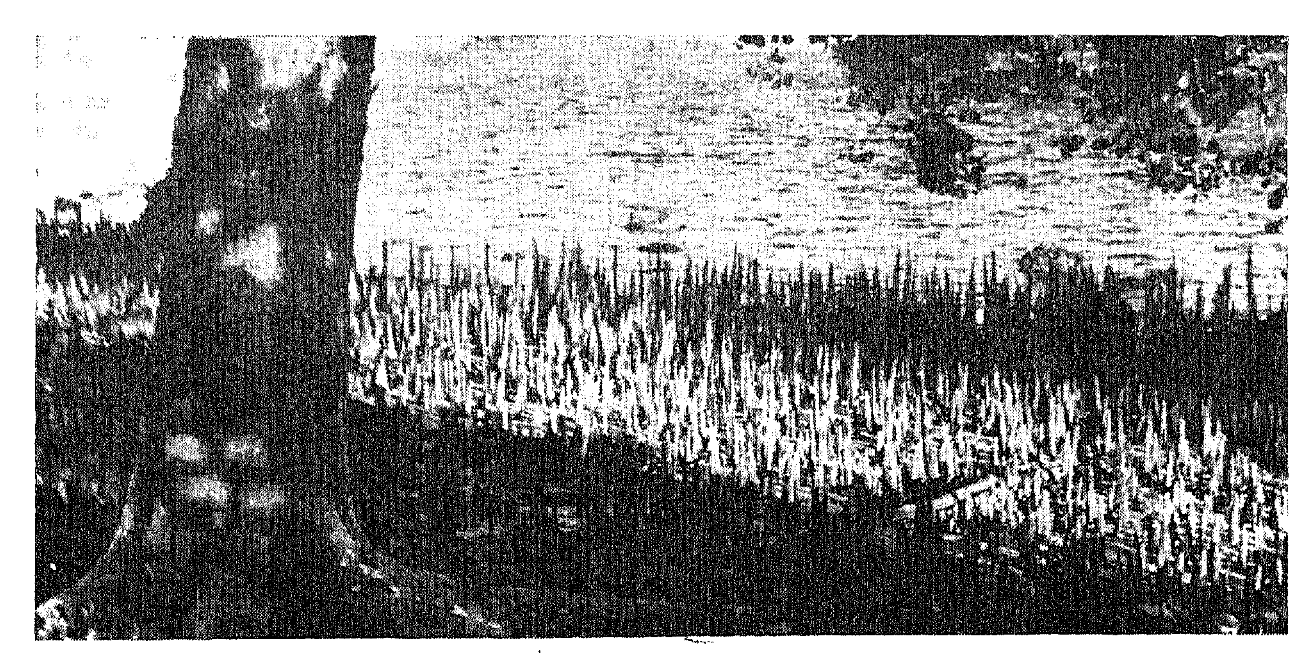


Рис. 7. Пневматофоры у соннератии (Sonneratia sp.) на острове Ява.

тельство корней с бактериями, о чем уже было подробно рассказано в 1-ом томе «Жизни растений» (глава «Азотфиксирующие бактерии»). Корневые клубеньки особенно характерны для корней большинства бобовых, но они известны также для других семейств (березовые, казуариновые, мириковые, лоховые, кориариевые, крушиновые, некоторые парнолистниковые, злаки и др.). Сожительство бактерий и корней имеет огромное практическое значение, а селекция и «генная инженерия» открывают в этой области почти сказочные перспективы.

Наше знакомство с жизнью и строением корня было бы неполным, если бы мы не остановились на различных его структурных и функциональных видоизменениях.

Обычно в корнях откладывается то или иное количество запасных питательных веществ, преимущественно углеводы, особенно крахмал и сахара. У многих растений их утолщенные и мясистые корни (часто вместе с утолщенным гипокотилем) специально приспособлены для отложения питательных веществ. Всем известными примерами являются свекла, редька, брюква, турнепс, морковь, петрушка, сельдерей, пастернак, женьшень, цикорий. У многих из них, например у свеклы и моркови, мясистая запасающая структура имеет как бы двойную морфологическую природу: верхняя ее часть состоит из гипокотиля (подсемядольного колена), а нижняя — из собственно корня, но для установления границы между ними требуются специальные анатомические исследования. Утолщение очень часто встречается также у растений с мочковатой корневой системой, например у всем известной георгины, или далии (Dahlia), относящейся к семейству сложноцветных.

Во многих случаях корни служат для вегетативного размножения. У целого ряда многолетних растений, как травянистых, так и древесных, из придаточных почек, образующихся на корнях (главных и боковых), развиваются надземные побеги, так называемые корневые отпрыски. Такие отпрыски (корневую поросль) можно наблюдать у барбариса, осины, вишни, сливы, сирени, вьюнка, бодяка, осота и многих других растений. У ряда злостных сорняков разрезанные при обработке почвы небольшие кусочки корней дают начало новым растениям, что сильно затрудняет борьбу с ними.

У некоторых лазящих растений, например у плюща, придаточные корни, образующиеся на стороне стебля, обращенной к дереву, скале или стене, проникают в трещины или в щели и крепко и надежно удерживают растение. Эти придаточные корни-прицепки характеризуются отрицательным фототропизмом, что довольно необычно для корней.

Совершенно иную функцию несут так называемые контрактильные (сокращающиеся) или втягивающиеся корни, характерные для многих корневищных, луковичных и клубнелуковичных растений. Хорошим примером растения с контрактильными корнями может служить хотя бы крокус. У крокуса, как и у многих других геофитов, кроме

обычных корней развиваются более длинные контрактильные корни, которые при сокращении втягивают клубнелуковицу, погружая ее глубже в землю. При этом контрактильные корни становятся поперечно морщинистыми, благодаря чему их легко отличить от обычных корней.

Корни могут служить также для запасания воды, что особенно хорошо видно на примере некоторых тропических эпифитных орхидных. Наружная часть коры свисающих вниз придаточных воздушных корней этих растений состоит из крупных и пустых клеток, которые могут впитывать воду подобно губке. Во время дождя эти клетки наполняются водой, которая в них и хранится и по мере необходимости используется растением.

У некоторых паразитных растений, например у представителей семейства гидноровых, корни изменили функцию и превратились в присоски (гаустории), внедряющиеся в проводящие ткани растения-хозяина и оттягивающие оттуда питательные вещества.

У ряда тропических древесных растений, живущих на бедных кислородом почвах, главным образом у мангровых деревьев (например, у авиценнии), а также у деревьев, произрастающих в лесах на пресноводных тропических болотах, имеются специальные вентиляционные, или дыхательные, корни, называемые п н е в м а т о ф о р а м и (рис. 7). Они развиваются из подземных боковых корней и растут вертикально вверх, поднимаясь над водой или почвой. Для пневматофоров характерен, таким образом, отрицательный геотропизм. У некоторых видов пневматофоры имеют форму «колен» или петлевидных выростов, образованных небольшими отрезками поверхностных боковых корней. Их значение заключается прежде всего в снабжении подземных частей воздухом, чему способствуют постоянно слущивающаяся тон-

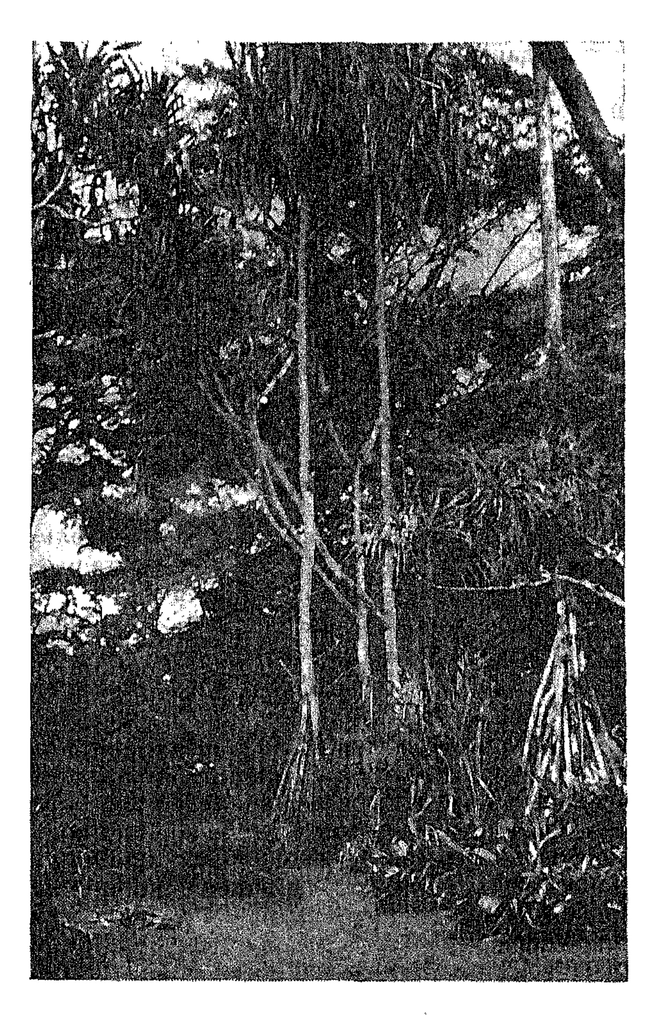


Рис. 8. Ходульные корни у пандануса (Pandanus sp.) в Богорском ботаническом саду на острове Ява.

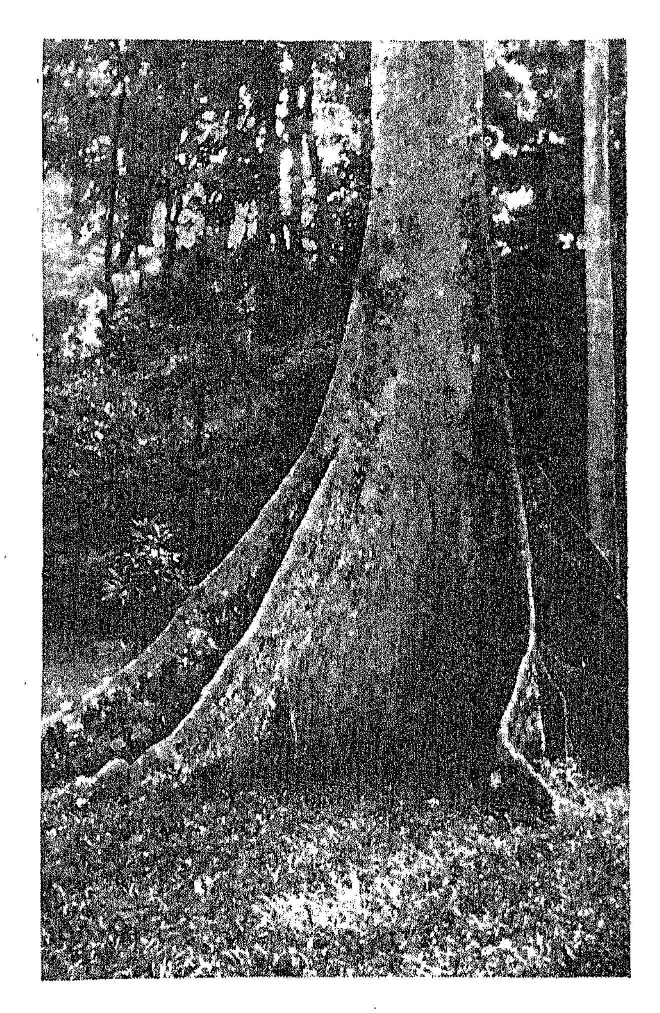


Рис. 9. Досковидные корни у канариума огромного (Canarium decumanum) в Богорском ботаническом саду на острове Ява.

кая кора, многочисленные чечевички и сильно развитая система воздухоносных межклетников. Но, кроме того, близ поверхности почвы на дыхательных корнях образуются тонкие корешки, которые составляют главную всасывающую силу корневой системы мангровых растений. При каждом последовательном повышении уровня почвы на дыхательных корнях образуются новые группы корешков.

У ряда мангровых растений (у ризофоры и некоторых других) на стволах на высоте прилива развиваются воздушные корни, которые растут вниз и, укрепившись в почве, прочно удерживают растение в мягком иле. Это ходульные корни (рис. 8). Они нередко встречаются также у некоторых обычно небольших или среднего размера деревьев тропического дождевого леса, особенно часто у деревьев, произрастающих на болотах. Они имеются также у некоторых пальм, пандапусов, некоторых трав тропического дождевого леса и даже у кукурузы. Но наиболее эффектны ходульные корни некоторых видов фикуса, особенно знаменитого баньяна (Ficus benghalensis). Многочисленные придаточные корни баньяна растут вниз, укореняются и развивают собственную корневую систему. Благодаря этому одно дерево баньяна разрастается в целую рощу, которая может занимать площадь в несколько сотен квадратных метров.

Не менее впечатляют опорные досковидные корни, наиболее характерные для крупных деревьев тропического дождевого леса, особенно для деревьев самого высокого яруса. В отличие от ходульных корней досковидные корни (рис. 9) представляют собой боковые корни. Проходящие у самой поверхности почвы или как раз над нею боковые корни развивают более или менее плоские треугольные и прилегающие к стволу вертикальные надземные выросты, напоминающие собой доски, прислоненные к дереву. Вначале эти досковидные корни округлые в сечении, но спустя некоторое время на их верхней стороне происходит сильный односторонний вторичный рост. В тропическом дождевом лесу высота досковидных корней нередко значительно превосходит человеческий рост. Иногда слабо выраженные досковидные корни встречаются и у некоторых деревьев умеренной зоны, например у бука, вяза и тополя. В тропическом лесу встречаются образования промежуточного типа между ходульными и досковидными корнями, а в некоторых случаях у одного и того же растения могут быть и ходульные и досковидные корни. Досковидные корни встречаются гораздо чаще, чем ходульные. Они имеют и более важное биологическое значение. Интересно, что у большинства деревьев, имеющих досковидные корни, нет стержневого корня и корневая система целиком состоит из поверхностных боковых корней с маленькими, растущими вниз ответвлениями. При этом наибольшая глубина проникновения корней в почву обычно не превышает 0,5 м. К сожалению, несмотря на существование ряда гипотез, в настоящее время нет еще достаточно удовлетворительной теории, объясняющей биологическое значение досковидных корней для деревьев тропического дождевого леса.

ЛИСТ

Разнообразие листьев цветковых растений, богатство их форм поистине фантастическое. Морфологическое многообразие листьев цветковых несравнимо ни с одной другой группой высших растений, в том числе значительно превосходит многообразие листьев даже папоротников. Необычайная эволюционная пластичность листа, удивительная его полиморфность в пределах часто одного семейства, а во многих случаях даже рода (иногда даже вида) — одна из характерных особенностей цветковых растений. Листья очень чутко реагируют на освещение и влажность и их колебания. Экологические условия отражаются не только на форме и размерах листа, но также на его строении, в частности на строении мезофилла, устьиц, кутикулы и характере жилкования. Поэтому изучение листьев имеет большое значение для экологии и физиологии растений.

У двудольных лист обычно состоит из плоской пластинки, в которой происходят все основные физиологические процессы, связанные с фотосинтезом, и черешка — суженной ножковидной части, прикрепляющей пластинку к стеблю. У многих растений листья не имеют выраженного черешка; такой лист называется сидячим. У большинства однодольных и многих двудольных основание листа расширено в так называемое влагалище, более или менее охватывающее стебель. У основания листа многих растений имеются симметрично расположенные парные придатки, называемые прилистниками. Они бывают листовидные, чешуевидные, щетинковидные и пр. По расположению на стебле различают очередные (спиральные), супротивные (в парах) и мутовчатые (по три или больше) листья.

Листья двудольных бывают простыми или сложными. Простой лист никогда не расчленяется на отдельные резко отграниченные сегменты, называемые листочками. Сложный лист, например лист конского каштана или большинства бобовых, напротив, разделен на листочки, каждый из которых обычно снабжен собственным маленьким черешоч-

Рис. 10. Некоторые основные типы простых и сложных листьев цветковых растений:

1 — простой цельнолопастной (цельный) лист рододендрона понтийского (Rhododendron ponticum); *2* — простой перистолопастный лист дуба обыкновенного (Quercus robur); *3* — простой пальчатолопастный лист ликвидамбара смолоносного (Liquidambar styraciflua); *4* — трехсложный, или тройчатосложный, лист птелеи трехлисточковой (Ptelea trifoliata); *5* — перистосложный лист ореха грецкого (Juglans regia); *6* — пальчатосложный лист конского каштана (Aesculus hippocastanum).

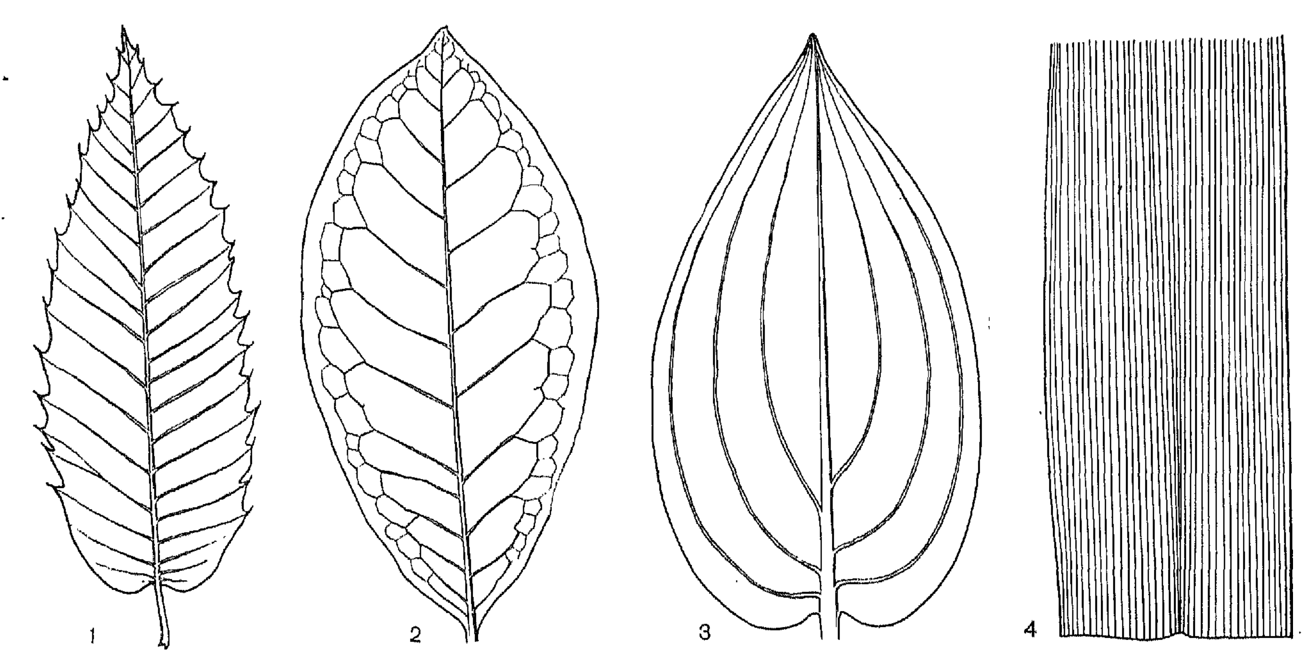


Рис. 11. Некоторые основные типы жилкования листьев цветковых растений:

1 — перистокраевое (краспедодромное) жилкование у каштана посевного (Castanea sativa); *2* — перистопетлевидное (брохидодромное) жилкование у эвпоматии лавровой (Eupomatia laurina); *3* — дуговидно-кривобежное (кампилодромное) жилкование у частухи болотной (Alisma plantago-aquatica); *4* — параллельное, или параллельнобежное (параллелодромное), жилкование у однодольных.

ком. Различают два основных типа сложных листьев — п е р и с т о с л о ж н ы е и п а л ь ч а т о с л о ж н ы е. В перистосложных листьях листочки расположены по обе стороны главной оси, или рахиса, представляющего собой продолжение черешка. Все листочки пальчатосложного листа отходят от верхушки черешка, и рахис у них отсутствует. Листочки типичных сложных листьев снабжены сочленением.

По форме (очертанию) пластинка простого листа, так же как пластинка листочков сложного листа, бывает округлой, эллиптической, яйцевидной, обратнояйцевидной, ромбовидной, продолговатой, ланцетной (ланцетовидной), обратноланцетной, линейной, шиловидной, игловидной и т. п. Для характеристики пластинки большое значение имеет форма ее основания, которая может быть округлой, сердцевидной, почковидной, стреловидной, копьевидной, клиновидной, усеченной и т. д., а также верхушка, которая бывает острой, заостренной, остроконечной, тупой, вдавленной, выемчатой и т. д. Очень важны особенности края пластинки: она может быть цельнокрайней, городчатой, зубчатой, пильчатой, респитчатой и т. д. В зависимости от характера и глубины расчленения пластинки листья бывают пальчато- или перистолопастными, надрезанными, раздельными или рассеченными. На рисунке 10 показаны некоторые основные типы расчленения пластинки листа двудольных растений.

В листе проходят проводящие пучки, которые обычно различным образом ветвятся и анастомозируют. В большинстве случаев проводящая система листа выступает в виде так называемого ж и л к о в а н и я, обычно особенно хорошо выраженного на нижней его стороне (рис. 11). Жилкование листьев отличается очень большим разнообразием и у разных групп цветковых растений имеет свои характерные признаки. Нередко, найдя на земле отдельный лист растения, можно определить по характеру жилкования (а также, конечно, по его очертаниям), к какому роду, а иногда даже виду он относится. На это обстоятельство уже давно обратили внимание палеоботаники, которые, изучая детали жилкования на отпечатках ископаемых листьев, часто безошибочно определяют если не видовую, то родовую их принадлежность. Поэтому не случайно, что классификацией типов жилкования и разработкой специальной терминологии для ее описания впервые занялся известный австрийский палеоботаник К. фон Эттингсхаузен (1858, 1861). В дальнейшем лишь немногие ботаники занимались разработкой этого вопроса (А. Кернер фон Марилаун в 1895, А. Тахтаджян в 1948, Л. Хики в 1973 гг. и др.). В последние годы характер жилкования начинает все чаще привлекаться также к решению вопросов филогении цветковых растений.

Проводящая система листа цветковых растений обычно представляет собой довольно

сложную картину, в которой более или менее ясно выделяются жилки разного порядка ветвления. Жилки первого порядка представляют собой самые толстые, главные жилки листа. У листьев с перистым жилкованием это средняя жилка, представляющая непосредственное продолжение черешка. В листьях с иным типом жилкования это несколько жилок, отходящих от верхушки черешка.

От первичных жилок отходят более тонкие вторичные жилки. Еще более тонкие жилки, ответвляющиеся обычно от вторичных жилок, а также непосредственно от первичных, называются третичными жилками. Далее могут быть жилки четвертого, пятого и даже следующих порядков. Отходящие от первичных жилок ветви разных порядков обычно анастомозируют между собой и часто образуют сложную сеть, густо покрывающую всю пластинку листа. Рассматривая эту сеть при большом увеличении, мы заметим, что она состоит из более или менее ясно выраженных ячеек, или ареолей (от лат. areola — площадка). Во многих случаях в этих ячейках можно видеть свободные концы отдельных тонких жилок, которые нередко ветвятся.

Жилки первого порядка (первичные жилки) аналогичны магистральным линиям городской водопроводной сети, транспортирующим воду транзитом в удаленные районы снабжаемой территории, а все остальные жилки подобны распределительной сети, подающей воду к отдельным домовым ответвлениям. Бывают листья с одной, двумя или несколькими магистральными линиями. Задача транспорта воды и ассимилятов технически решается у них поразному.

Листья большинства двудольных характеризуются жилкованием с одной главной магистральной линией. Это перистожилковатые, или перистонервные, листья (от лат. nervus — жила, нерв). Боковые (вторичные) жилки отходят от средней (первичной) жилки под более или менее острым, редко прямым углом. В зависимости от экологических условий средняя жилка, а также черешок бывают развиты в большей или меньшей степени. Усиление средней жилки связано с увеличением ее роли как главной магистральной линии, а усиление черешка связано с повышением его механических функций. Мощное развитие средней жилки и черешка особенно характерно для вечнозеленых листьев деревьев тропических и субтропических дождевых лесов. Листья этих растений обычно крупные и тяжелые и поэтому снабжены мощным черешком, который имеет более или менее цилиндрическую форму. Как указывает в своей книге «Архитектоника растений» В. Ф. Раздорский (1955), мощные черешки, так же как мощные средние жилки, являются хорошими пружинами, работающими на изгиб (пружинами изгиба), что дает им возможность оказывать эффективное сопротивление таким динамическим воздействиям, как порывы ветра, удары дождевых капель во время ливней и пр.

Боковые жилки у листьев с перистым жилкованием ведут себя по-разному. В некоторых случаях боковые жилки тянутся прямо до края пластинки и оканчиваются здесь в лопастях, концах зубчиков, выемках или даже выступают в виде щетинок или остей. Это так называемое перистокраевое, или краспедодромное (от греч. kraspedon — край, окраина и dromos — бег), жилкование (рис. 12). Оно встречается, например, у каштана, бука, лещины, ольхи, березы, дзельквы, ильма и многих других растений. Иначе ведут себя боковые жилки в листьях с перистопетлевидным, или брохидодромным (от греч. brochos — петля), жилкованием (рис. 13). Они направляются здесь к краю пластинки, но, еще не достигнув его, заворачивают дугой вперед, соединяясь со следующей передней боковой жилкой и образуя с ней петлю. Жилки образуют вдоль края листа все уменьшающиеся петли, которые ясно выделяются из остальной нежной сети более мелких жилок. Перистопетлевидное жилкование характерно для довольно большого числа двудольных, в том числе и для магнолии, лавра, ряда видов коричного дерева, камелии, миртовых и т. д.

Различают также перистосетчатое, или диктиодромное (от греч. diktyon — сеть), жилкование, иногда неудачно называемое «ретикулодромным». В отличие от брохидодромного типа жилки второго порядка по направлению к краю листа в результате повторного ветвления постепенно образуют все более густую сеть; ясно выраженные петли здесь отсутствуют. Такое жилкование хорошо выражено у видов барбариса, ивы, рододендрона, груши, яблони, айвы. В тех случаях, когда боковые жилки свободно ветвятся по направлению к краю пластинки, не достигая его и не образуя петель, жилкование называется кладодромным (от греч. klados — ветвь).

Еще более разнообразны типы жилкования с двумя и бо́льшим числом магистральных линий. Среди двудольных широко распространены листья с так называемым пальчатым или дланевидным жилкованием. Это пальчатожилковатые, или пальчатонервные, листья. Первичные жилки отходят радиально от одной точки, или у самого основания пластинки (базально), или несколько выше основания (супрабазально). Примером такого жилкования могут служить листья мно-

гих видов клена. В пальчатом жилковании повторяются те же основные типы, которые мы видели у перистого жилкования. Это п а л ь ч а т о к р а е в о е, или п а л ь ч а т о к р а с п е д о д р о м н о е (рис. 14), жилкование (например, у ликвидамбара, платана, клена, стеркулии, фатсии, винограда), п а л ь ч а т о п е т л е в и д н о е, или п а л ь ч а т о б р о х и д о д р о м н о е, жилкование (например, у церцидифиллума), п а л ь ч а т о с е т ч а т о е, или п а л ь ч а т о д и к т и о д р о м н о е, жилкование (например, у тетрацентрона, луносемянника и иудина дерева). В широком смысле слова к пальчатому типу можно отнести жилкование ряда щитовидных листьев (например, лотоса, клещевины, пастурции и др.).

От типичного пальчатого жилкования отличается п а л ь ч а т о в е р ш и н о б е ж н о е, или п а л ь ч а т о а к р о д р о м н о е (от греч. akron — вершина), жилкование. Из трех или больше первичных жилок, расходящихся у основания пластинки (базально) или несколько выше (супрабазально), боковые (которые иногда бывают развиты несколько слабее средней) направляются к краю листа, но не доходят до него, сворачивают в виде дуги к верхушке и там теряются. Такое жилкование характерно для многих двудольных (виды Cinnamomum, Cocculus, Melastomataceae, Coriaria, Paliurus, Ziziphus, Rhamnus, Ceanothus, Baccharis и др.) и некоторых однодольных (например, Paris).

Особым типом жилкования, отличным как от пальчатого, так и от перистого, является д у г о в и д н о - к р и в о б е ж н о е, или к а м п и л о д р о м н о е (от греч. campylos — согнутый), жилкование (рис. 15). Первичные (главные) жилки вступают по нескольку и всегда более или менее отдельно в пластинку, при-

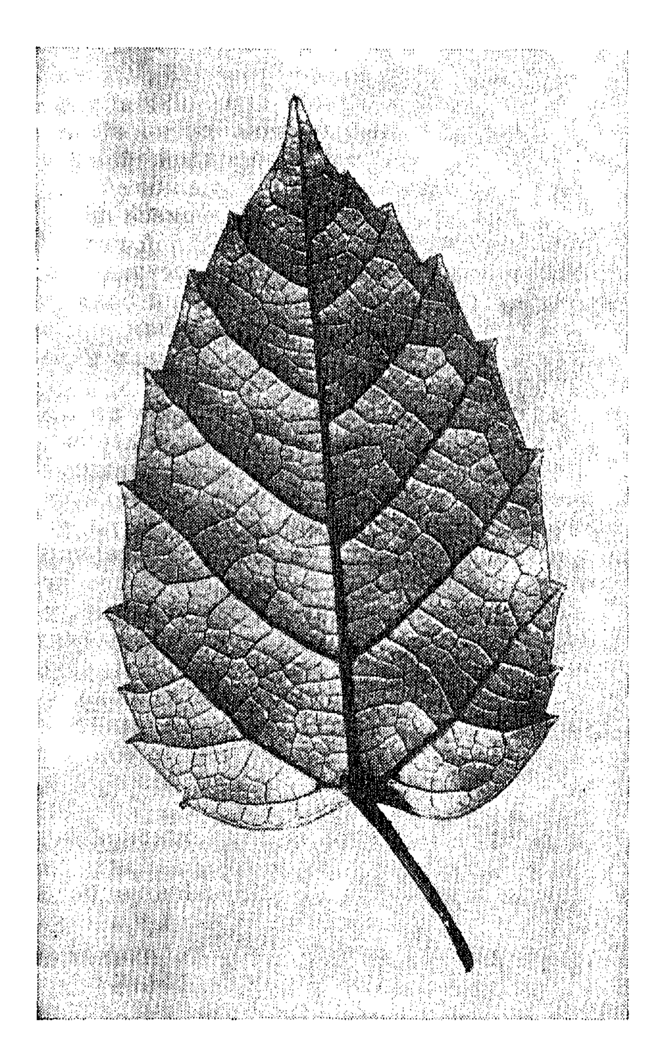


Рис. 12. Перистокраевое, или краспедодромное, жилкование у листа циссуса антарктического (Cissus antarctica).

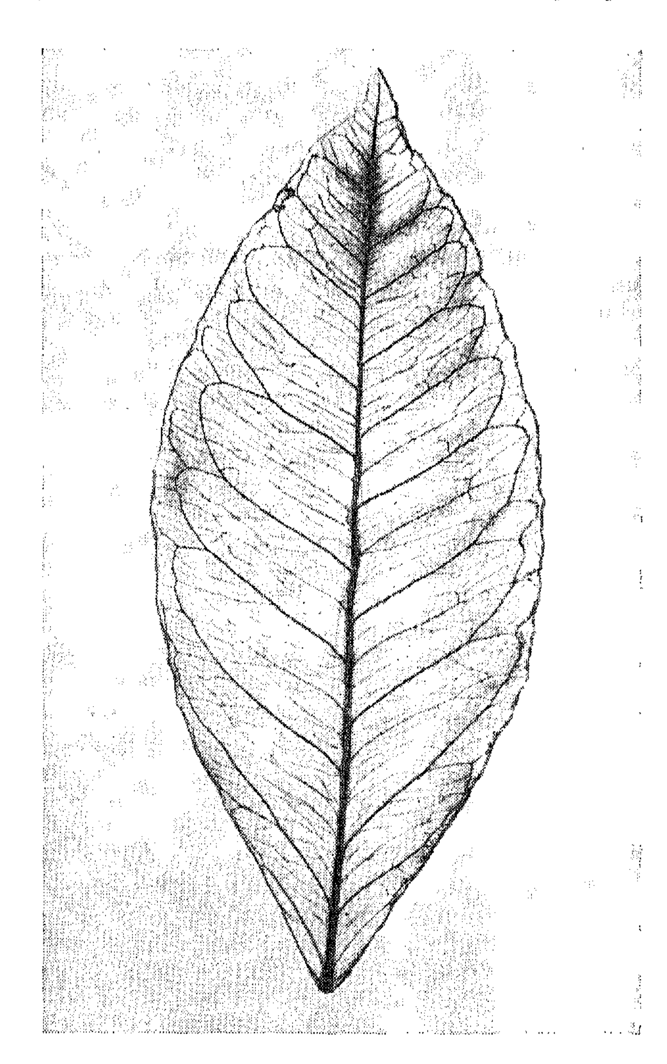


Рис. 13. Перистопетлевидное, или брохидодромное, жилкование у листа померанца (Citrus aurantium), рентгенография.

чем внешние из них направляются параллельно краю пластинки дугой к вершине листа. Многие из боковых первичных жилок не достигают вершины пластинки и присоединяются к соседней жилке. Вторичные жилки, такие тонкие и нежные, что их часто нельзя заметить простым глазом, образуют всегда перемычки (так называемые комиссуральные жилочки), соединяющие в поперечном направлении соседние главные жилки. Подобное жилкование мы встречаем у многих однодольных, например у сусаковых, водокрасовых, частуховых, рода хоста (Hosta), банановых, канновых.

К дуговидно-кривобежному типу морфологически очень близко жилкование, известное под не вполне удачным названием п а р а л л е л ь н о г о, п а р а л л е л ь н о б е ж н о г о или п а р а л л е л о д р о м н о г о (от греч. parallelos — рядом идущий). Первичные жилки (две или больше) входят самостоятельно из листового влагалища в основание пластинки и идут далее более или менее параллельно до верхушки листа, где смыкаются. Как и у листьев с дуговидно-кривобежным жилкованием, параллельные первичные жилки соединены прямыми или косыми перемычками — тонкими комиссуральными жилочками. Имеются переходы от дуговидно-кривобежного к параллельному типу жилкования. Типичное параллельное жилкование можно видеть у многих лилейных, орхидных, осок и особенно злаков, а также у некоторых двудольных, например у некоторых эпакрисовых.

Для характеристики листьев не меньшее значение имеет также тип устьичного аппарата, но об этом было уже достаточно подробно рассказано во введении к предыдущему тому «Жизни растений».

НЕКОТОРЫЕ ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЛИСТЬЕВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Какой же тип листа был исходным в эволюции цветковых растений? Высказывались самые различные предположения. Решение этого вопроса затрудняется тем, что среди ныне живущих цветковых растений мы не находим какие-либо бесспорно архаические типы листа. Тем не менее сравнительное изучение морфологии листьев наиболее примитивных современных цветковых дает основание для некоторых предположений об исходном типе листа. Известный английский ботаник Дж. Паркин (1953) пришел к выводу, что возможным исходным типом листа цветковых растений мог быть простой овальный лист с перистым жилкованием. В результате расширения нижней ча-

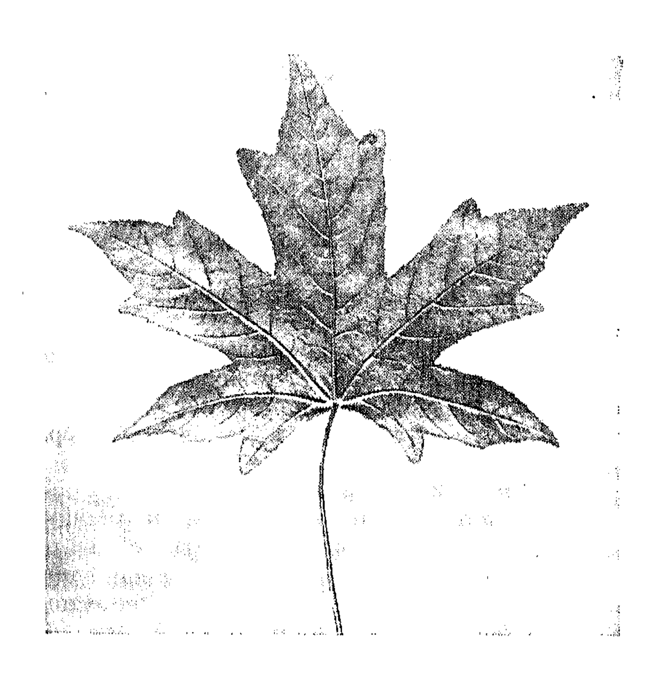


Рис. 14. Пальчатокраевое, или пальчатокраспедодромное, жилкование у листа ликвидамбара смолоносного (Liquidambar styraciflua).

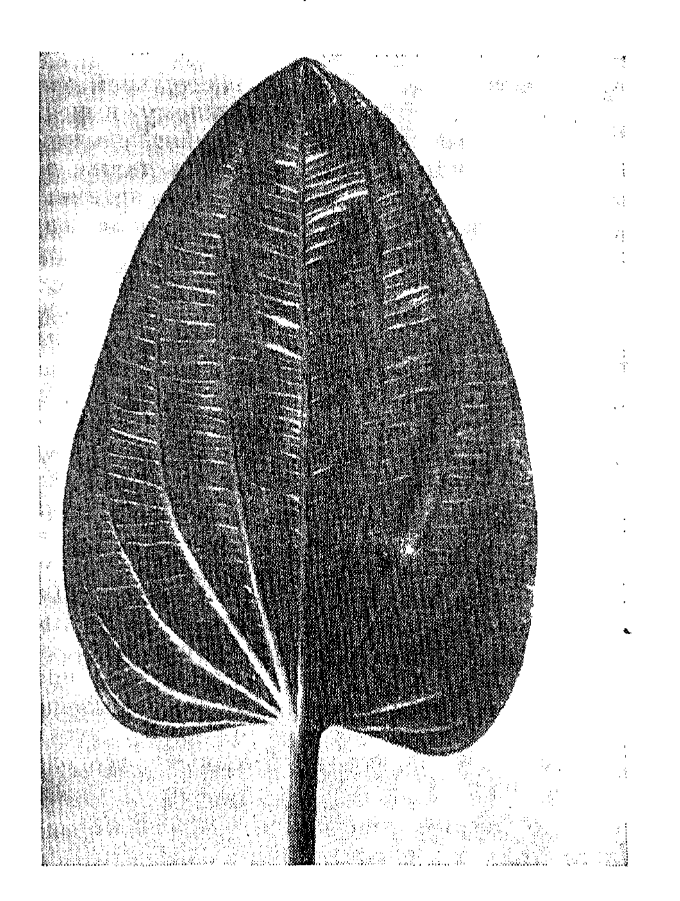


Рис. 15. Дуговидно-кривобежное, или кампилодромное, жилкование у листа частухи болотной (Alisma plantago-aquatica).

сти пластинки возник яйцевидный тип листа, а из перистого жилкования в процессе эволюции развилось пальчатое. В результате дальнейшей эволюции из цельной пластинки возникла трехлопастная пластинка, которая, в свою очередь, дала начало пятилопастной. В результате же углубления выемок между лопастями образовался пальчатосложный лист, из которого, в свою очередь, произошел перистосложный лист. В качестве иллюстрации Паркин приводит листья разных видов клена и ежевики. К аналогичному выводу в отношении примитивности простого цельного перистонервного листа пришли другие ботаники, в том числе американские ботаники Л. Дж. Хикки (1971) и Дж. Л. Стеббинс (1974).

По мнению Стеббинса, листья первичных цветковых были, вероятно, эллиптические, обратнояйцевидные или лопатчатые и у основания переходили в неясно выраженный черешок. Они имели сетчатое жилкование без свободных окончаний жилочек. В дальнейшем, по мнению Стеббинса, происходила быстрая эволюция листьев двудольных в сторону большей дифференциации пластинки и черешка и более резкой дифференциации между жилками разных порядков ветвления.

Таким образом, данные сравнительной морфологии приводят к определенному выводу, что в процессе эволюции цветковых сложные листья возникли из простых. Есть также все основания считать, что наиболее примитивным простым листом является цельный лист со слабо выраженной дифференциацией на черешок и пластинку и с перистым жилкованием, скорее всего перистопетлевидного типа. По мнению Л. Дж. Хикки (1971), наиболее примитивный тип простого листа характеризуется общей неупорядоченностью всей системы брохидодромного жилкования. Среди современных цветковых растений такие листья встречаются у представителей наиболее примитивных семейств (особенно у винтеровых, гимантандровых и канелловых).

Эти выводы вполне согласуются с данными палеоботаники. Как впервые указали Л. Дж. Хикки и Дж. А. Дойл (1972) и Дж. А. Вольф (1972), чем древнее находки ископаемых отпечатков листьев, тем морфологически они примитивнее. Интересно, что еще на заре эволюции цветковых растений появляются также листья, напоминающие листья современных однодольных растений.

ЦВЕТОК

Цветок — это целая система органов, притом система достаточно сложная. Функции цветка многообразны: на разных стадиях его развития в нем происходят микро- и мегаспорогенез, опыление (обычно осуществляемое при содействии агентов переноса пыльцы), сложный процесс оплодотворения и не менее сложный процесс формирования зародыша и образования плода. По современным представлениям, своими корнями восходящим еще к немецким ботаникам А. Брауну (1875) и К. Нэгели (1884), цветок — это укороченный и ограниченный в росте побег, несущий спорофиллы (микроспорофиллы, или тычинки, и мегаспорофиллы, или плодолистики). Как и в случае возникновения стробилов голосеменных, основной биологический смысл укорочения спороносного побега и сближения спорофиллов заключается в улучшении защиты молодых спорангиев и особенно в усовершенствовании процесса опыления.

Цветок заканчивает собой стебель, главный или боковые. Часть стебля под цветком, обычно лишенная листьев, называется ц в е т о н о ж к о й. Нередко цветоножка очень укорочена и едва выражена или даже отсутствует, и тогда о цветке говорят, что он сидячий. Цветоножка переходит в более или менее укороченную ось цветка, называемую ц в е т о л о ж е м. Цветоложе обычно шире цветоножки и характеризуется слабо выраженными междоузлиями. На узлах цветоложа расположены все части цветка, как стерильные (чашелистики и лепестки), так и спороносные (тычинки и плодолистики). Цветоложе может иметь очень различную форму — удлиненную, выпуклую, плоскую, вогнутую.

ОКОЛОЦВЕТНИК

Чашелистики и лепестки составляют вместе так называемый о к о л о ц в е т н и к. Слово «околоцветник» — это русский перевод латинизированного греческого слова perianthium (от греч. peri — около, возле и anthos — цветок) — архаического термина, пришедшего к нам из старинной долиннеевской ботаники. Термин неудачный (ведь чашечка и венчик — часть цветка, а не нечто около цветка), но ботаники к нему привыкли, и он прочно вошел в употребление.

Ч а ш е л и с т и к и в большинстве случаев служат для защиты цветка, особенно до его распускания (в бутоне), а если они зеленые, т. е. содержат хлорофилловые зерна, то также и дополнительными органами фотосинтеза. Нередко чашелистики становятся лепестковидными и принимают на себя функцию лепестков, как у калужницы, ветреницы или ломоноса. Они могут служить также для защиты развивающихся плодов и их распространения, в качестве механической опоры для венчика и выпол-

нять некоторые другие функции. Благодаря многообразию биологических функций, выполняемых чашелистиками, они подвергаются самым разнообразным морфологическим видоизменениям.

Чашелистики имеют явственную листовую природу; они произошли из верховых вегетативных листьев, что ясно видно как из их морфологии и анатомического строения, так и из их связи с верховыми листьями. Убедительное доказательство тесной морфологической связи чашелистиков с верховыми листьями мы находим, например, у некоторых видов пиона (Paeonia). Кроме того, что по характеру расположения на цветоложе чашелистики продолжают у них спираль, образуемую вегетативными листьями, эти последние часто образуют постепенные переходы к чашелистикам. Переходы от верховых листьев к чашелистикам хорошо выражены также у представителей ряда других семейств, в том числе у каликантовых и диллениевых.

Совокупность чашелистиков цветка называется чашечкой (что соответствует латинскому термину calyx). В процессе эволюции цветка чашелистики часто срастаются между собой, образуя сростнолистную чашечку. Во многих случаях, в частности в плотных густых соцветиях, чашечка редуцируется или превращается в летательный аппарат.

Лепестки играют иную и притом более специальную роль, чем чашелистики. Их основная функция — привлечение опылителей и содействие успешному опылению. Происхождение лепестков чаще всего иное, чем чашелистиков. Многие современные авторы считают, что в подавляющем большинстве случаев лепестки произошли из тычинок. Классическим примером, иллюстрирующим превращение тычинок в лепестки, является семейство нимфейных. У некоторых представителей этого семейства, например у кувшинки (Nymphaea), в пределах одного и того же цветка наблюдаются постепенные переходы от тычинок к лепесткам. Очень ясна тычиночная природа лепестков также у представителей таких семейств, как лютиковые, маковые, аизоонове, кактусовые, гвоздичные, диллениевые, розовые, сусаковые, частуховые, а также многих других.

Превращение тычинок в лепестки нередко наблюдается в виде отклонений от нормального развития, так называемых уродств. В результате возникают махровые формы, столь характерные для многих декоративных растений. Таким именно путем возникли, например, культурные формы розы или декоративные японские вишни, характеризующиеся махровостью цветков. Наблюдение разных стадий превращения тычинок в лепестки в нормальных цветках кувшинки или в цветках махровых сортов декоративных растений дает основание считать, что лепестки образовались в процессе эволюции из ранних стадий онтогенетического развития тычинок. Они произошли из тычинок, которые уже на первых этапах отклонились от нормального развития. В них не происходит развития микроспор, они становятся стерильными, разрастаются и приобретают более или менее лепестковидный облик. Иногда, хотя и очень редко, в лепестки превращаются не только внешние, но также внутренние тычинки. Таково, например, происхождение внутренних лепестков цветков эвпоматии (Eupomatia).

Однако все же не у всех цветковых растений лепестки имеют бесспорно тычиночное происхождение. Например, у представителей семейства магнолиевых или у рода пион лепестки связаны в своем происхождении не с тычинками, а с чашелистиками. Как показывают исследования французского ботаника П. Озенда (1949) и немецкого ботаника П. Хипко (1965), лепестки у этих растений, так же как и у некоторых других (в том числе у видов винтеровых, бадьяновых, лимонниковых), имеют, как и чашелистики, листовое происхождение.

Таким образом подтверждается точка зрения таких авторов, как английские ботаники Е. А. Н. Арбер и Дж. Паркин (1907), русский ботаник Б. М. Козо-Полянский (1922), американские ботаники А. Имс (1961) и Дж. Л. Стеббинс (1974) и другие, которые считают, что лепестки произошли частью из тычинок, а частью (вместе с чашелистиками) из верховых листьев. Поэтому вслед за Б. М. Козо-Полянским мы можем различать «андропеталы» и «брактеопеталы», т. е. лепестки из тычинок и лепестки из брактей (прицветных листьев).

Совокупность лепестков цветка называется венчиком (что соответствует введенному Линнеем латинскому термину corolla, буквально означающему «веночек»). Венчик отличается высокой эволюционной пластичностью и подвергается очень большим морфологическим изменениям, связанным с биологией опыления. Поэтому размеры, строение и окраска венчика отличаются исключительно большим разнообразием. В то же время у многих цветковых растений венчики более или менее недоразвиты или даже отсутствуют, что обычно находится в связи с приспособлением к ветроопылению или самоопылению или, реже, с переходом их функции к тычинкам.

Так же как и чашелистики, лепестки часто срастаются краями, образуя сростнолепестный венчик. Сростнолепестный венчик возник из свободнолепестного независимо в разных линиях эволюции цветковых растений. Хотя сростнолепестность встре-

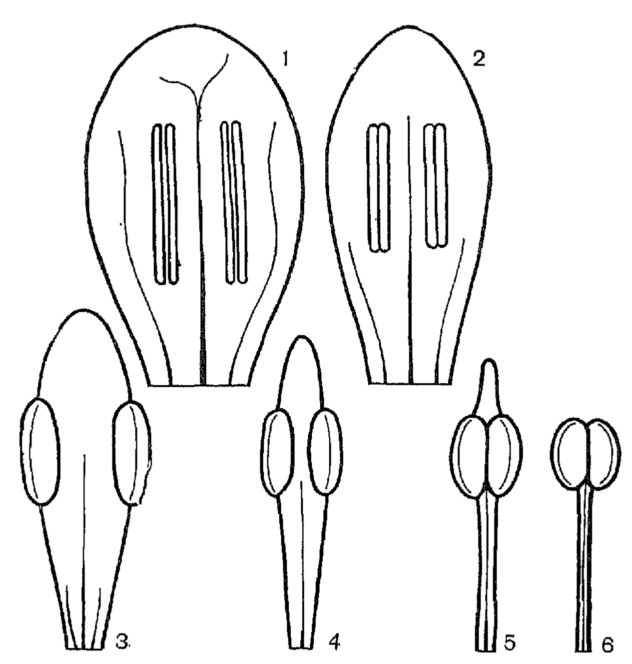


Рис. 16. Стадии эволюции тычинок (микроспорофиллов) (*1—6*) от примитивного микроспорофилла дегенерии фиджийской (Degeneria vitiensis) (*1*) до высокоспециализированного типа (*6*).

чается и у некоторых относительно примитивных групп, она характерна главным образом для наиболее высокоразвитых порядков.

В процессе специализации околоцветника, связанной с совершенствованием механизма опыления, происходит срастание оснований сростнолистных чашечек и сростнолепестных венчиков на бо́льшую или меньшую высоту и образование трубки околоцветника.

Когда в цветке имеются как чашечка, так и венчик, то околоцветник называют **д в о й н ы м**. В тех же случаях, когда лепестки отсутствуют или когда нет ясно выраженных различий между чашелистиками и лепестками, околоцветник называют **п р о с т ы м**. Члены, или сегменты, простого околоцветника часто обозначаются термином «листочек околоцветника». В латинской ботанической терминологии существует более удачный и морфологически совершенно нейтральный термин tepalum. Этот термин в его первоначальном французском написании tépale был придуман в 1827 г. О. П. де Кандоллем как анаграмма французского слова pétale, что означает «лепесток». Этот термин прочно вошел в германские и романские языки, но в русском языке его эквивалент покроволистик не укоренился.

ТЫЧИНКИ

Как по функции, так и по морфологической природе тычинки представляют собой разновидность микроспорофиллов. Русский термин «тычинка» (уменьшительное от «тычина», являющегося, в свою очередь, производным от «тыкать») соответствует латинскому термину stamen, одним из первоначальных значений которого является «нить». В подавляющем большинстве случаев тычинка действительно имеет более или менее нитевидную форму и снабжена лишь одной жилкой; однако самые примитивные формы тычинок, особенно хорошо сохранившиеся у таких растений, как знаменитая дегенерия фиджийская (Degeneria vitiensis), гальбулимима (Galbulimima) и ряд представителей магнолиевых и винтеровых, представляют собой относительно широкую лентовидную и обычно трехнервную пластинку, мало похожую на нить или тычину. Они еще не дифференцированы на тычиночную нить, пыльник и связник, и, таким образом, различие между фертильной и стерильной частями отсутствует или слабо выражено. Такие архаические лентовидные тычинки снабжены четырьмя попарно сближенными удлиненными линейными микроспорангиями, более или менее погруженными в ткань пластинки. Они расположены на поверхности пластинки между средней жилкой и боковыми жилками обычно трехнервных тычинок (рис. 16).

В процессе эволюции этот более древний тип тычинки, сохранившийся лишь у немногих родов, постепенно дифференцировался на **т ы ч и н о ч н у ю н и т ь** (по терминологии Линнея — filamentum, от лат. filum — нить) и **п ы л ь н и к** (по Линнею — anthera, от греч. anthos — цветок). Пыльник состоит из двух половинок, или тек (от греч. theke — вместилище, ящик), соединенных между собой **с в я з н и к о м**, или коннективом, представляющим собой продолжение тычиночной нити. Каждая половинка пыльника состоит из двух **м и к р о с п о р а н г и е в**, обычно называемых гнездами пыльника или пыльцевыми мешками (рис. 17). У примитивных тычинок типа дегенерии пары микроспорангиев, соответствующие половинкам пыльника, более или менее удалены друг от друга и отделены иногда довольно значительным участком стерильной ткани. В сущности здесь еще нет ясно выраженного пыльника. Но по мере того как тычинки специализируются, стерильная часть тычинки превращается в тычиночную нить, а участок стерильной ткани между двумя парами микроспорангиев постепенно сокращается, они сближаются и в конце концов оказываются сидящими по краям узкого, сильно редуцированного связника. Когда связник еще больше редуцируется и почти исчезает, как у злаков, две двугнездные половинки пыльника соединяются в один четырехгнездный пыльник.

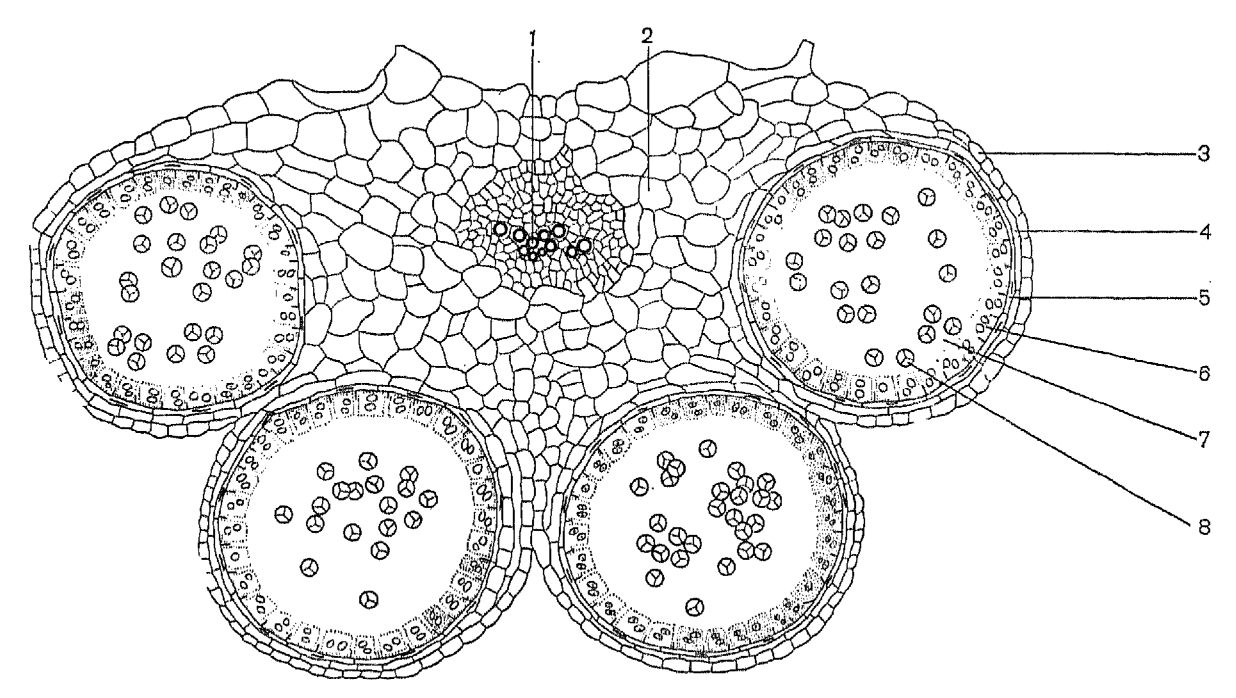


Рис. 17. Поперечный разрез пыльника капусты огородной (Brassica oleracea):
1 — проводящий пучок; *2* — связник; *3* — эпидерма; *4* — эндотеций; *5* — средний слой; *6* — тапетум; *7* — гнездо пыльника; *8* — тетрады микроспор.

У подавляющего большинства цветковых растений тычинка несет четыре микроспорангия (тетраспорангиатные пыльники). В зрелом пыльнике часто исчезает перегородка между двумя микроспорангиями каждой половинки пыльника и образуется одно гнездо. Обычно такие пыльники называют двугнездными, но следует иметь в виду, что термин «гнездо» в этом случае обозначает не микроспорангий, а полость, образованную двумя микроспорангиями. Однако у некоторых родов и даже целых семейств, таких, как эпакрисовые, филидровые и рестиевые, пыльники с двумя микроспорангиями (биспорангиатные пыльники). В некоторых семействах, как, например, лавровые, встречаются оба типа, иногда в одном цветке (Persea americana). Когда полости двух микроспорангиев при созревании соединяются в одну, пыльник называется одногнездным. Очень редко такой одногнездный пыльник может образоваться в результате соединения полостей четырех микроспорангиев. Наконец, у маленького паразитного растения арцеутобиум (Arceuthobium pusillum) из семейства омеловых сохранился лишь один почковидный микроспорангий.

В некоторых специализированных цветках тычинки теряют основную и первоначальную функцию, становятся стерильными и превращаются в так называемые с т а м и н о д и и. Нередко стаминодии представляют собой промежуточные образования между тычинками и лепестками (например, у некоторых представителей магнолиевых, каликантовых или нимфейных). В некоторых случаях стаминодии превращаются в нектарники — секреторные органы, выделяющие нектар.

Совокупность тычинок в цветке называется а н д р о ц е м (введенный еще в 1826 г. термин androecium произведен из двух греческих слов: aner (род. andros) — мужчина и oikia — дом). У некоторых относительно более примитивных семейств тычинки сидят еще в спиральном порядке и число их неопределенное, иногда довольно большое, но у большинства цветковых растений они расположены циклически или мутовчато и число их определенное, чаще всего небольшое. Однако в некоторых линиях эволюции число тычинок может вновь возрасти, что мы видим, например, у аизооновых, кактусовых или у розы (иногда до 300 тычинок в цветке). Это увеличение числа тычинок связано с биологией опыления и чаще всего встречается у цветков, лишенных нектара. Однако в эволюции цветковых растений гораздо чаще происходит не увеличение, а уменьшение числа тычинок, и в некоторых случаях андроцей состоит лишь из одной функционирующей тычинки.

В процессе эволюции андроцея нити тычинок часто срастаются как между собой, так и с другими членами цветка. Иногда тычинки срастаются настолько тесно, что бывает даже труд-

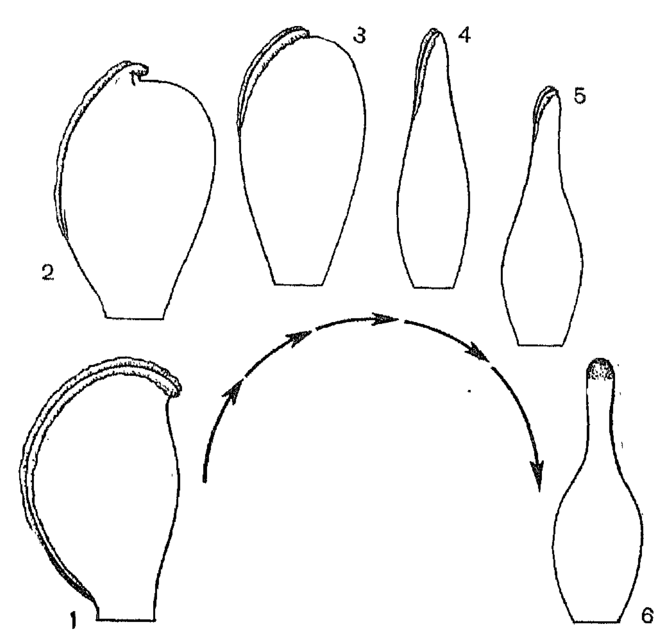


Рис. 18. Стадии эволюции плодолистика (*1—6*) от примитивного кондупликатного плодолистика типа дегенерии фиджийской (Degeneria vitiensis) (*1*) до специализированного типа с резко дифференцированным столбиком и головчатым рыльцем (*6*).

но отграничить их друг от друга, что особенно хорошо выражено у тропического американского рода циклантера (Cyclanthera) из семейства тыквенных. Нити тычинок часто срастаются в пучки, как у зверобойных, или в окружающие завязь трубки, как у мальвовых. Вообще как отдельные тычинки, так и андроцей в целом характеризуются, подобно другим частям цветка, высокой эволюционной пластичностью.

ПЛОДОЛИСТИКИ, ИЛИ КАРПЕЛЛЫ

Внутреннюю часть цветка, т. е. верхушечную область цветоложа (которая у вдавленного цветоложа может быть расположена ниже остальной его части), занимают плодолистики, или карпеллы. Термин «плодолистик», представляющий собой русский перевод немецкого термина Fruchtblatt, явно неудачен, так как уже в самом названии органа дана определенная (в данном случае листовая) интерпретация. Еще в 1817 г. был введен удачный термин carpellum (латинизированное уменьшительное от греч. karpos — плод), первоначально для обозначения элементарной части плода, а затем он широко вошел в латинскую ботаническую терминологию и в английский и романские языки для обозначения плодолистика. В прошлом он переводился на русский язык словом «плодник», которое, однако, впоследствии вышло из употребления. Нередко плодолистик называют пестиком (простым пестиком), однако этого термина желательно избегать, так как он применяется в довольно разных смыслах и вносит только путаницу.

Функционально и морфологически плодолистики (карпеллы) соответствуют мегаспорофиллам. Относительно наиболее примитивный тип плодолистика сохранился у упомянутого нами рода дегенерия (рис. 18), а также у рода тасмания из семейства винтеровых. У них плодолистик состоит из короткой ножки, или гиноподия (gynopodium, от греч. gyne — женщина и pus (podos) — нога), и относительно тонкой, сложенной вдоль средней жилки (кондупликатной) пластинки.

Если мы развернем плодолистик дегенерии, то перед нами будет более или менее выемчатая на верхушке листовидная пластинка, вдоль которой проходят три самостоятельные жилки (проводящих пучка), средняя (дорсальная) из которых сильно ветвится. Между средней жилкой и двумя боковыми расположены многочисленные семязачатки. Примитивность таких плодолистиков подчеркивается также тем, что некоторые из них не достигли еще полной замкнутости. Наиболее замечателен в этом отношении опять-таки плодолистик дегенерии, края которого, за исключением нижней их части, не только не срастаются, но фактически едва соприкасаются.

Защита семязачатков («покрытосемянность») обеспечивается только тем, что во время цветения боковые участки плодолистика, расположенные между его краями и семязачатками, тесно сближены и, кроме того, вход в плодолистик закрывают многочисленные короткие железистые волоски. Срастание этих сближенных поверхностей происходит лишь после цветения, в процессе развития плода. У представителей семейства винтеровых плодолистики более замкнутые, причем в пределах семейства наблюдаются самые различные стадии срастания. У видов примитивного рода тасмания все еще наблюдается отсутствие срастания краев плодолистиков, но краевые зоны здесь сближены более тесно, чем у дегенерии. У более подвинутого рода дримис (Drimys) сближенные участки плодолистика частично или даже полностью срастаются *во время цветения*. Интересно, что неполное срастание краев плодолистика наблюдается также у некоторых других, более подвинутых растений, например у платана, где плодолистики в верхней части несколько приоткрыты.

С возникновением плодолистика, даже такого примитивного, как плодолистик дегенерии, прямой доступ пыльцевых зерен к заключенным в нем семязачаткам затрудняется. Хотя края плодолистика еще даже не соприкасаются, но

они покрыты железистыми волосками, которые надежно защищают вход в его полость непрошеных посетителей. Железистые волоски играют и другую роль: они воспринимают пыльцу и способствуют своими выделениями ее прорастанию. Пыльцевые зерна, доставленные на цветок насекомыми-опылителями, прилипают к железистым волоскам и, прорастая на них, выпускают пыльцевую трубку, врастающую внутрь плодолистика и направляющуюся в сторону семязачатков. Таким образом, здесь уже имеется специальная рыльцевая область, которая у дегенерии протягивается широкой полоской по всей длине плодолистика. При этом рыльцевая область не ограничена только отогнутыми наружу свободными краями плодолистика (что хорошо видно на рис. 18), но образует внутри его полости довольно широкие полоски, доходящие почти до семязачатков.

Рыльцевая область плодолистика дегенерии представляет собой очень примитивное образование, которое еще далеко от типичного рыльца. У видов тасмании рыльцевая поверхность также протягивается вдоль всего плодолистика, но у видов дримиса она уже более ограничена и локализована в его верхушечной области. Довольно примитивные рыльцевые структуры мы встречаем и у некоторых других представителей винтеровых, а также у лимонника, багрянника, эвптелеи, платана и некоторых других. Но гораздо чаще, в том числе даже в большинстве примитивных групп цветковых растений, имеется типичное рыльце, более или менее локализованное в верхушечной части плодолистика.

По мере того как рыльцевая поверхность локализуется в верхней части плодолистика, эта последняя обычно вытягивается в стерильное столбиковидное образование, приподнимающее рыльце над фертильной частью (завязью) плодолистика и служащее для прохождения пыльцевой трубки. Эта специализированная более тонкая верхняя часть плодолистика называется с т о л б и к о м (соответствует латинскому термину stylus). По предложению немецкого ботаника М. Ханфа (1935) иногда столбик отдельного плодолистика называют с т и л о д и е м (stylodium), оставляя термин «столбик» только для сросшихся стилодиев. Таким образом, примитивный плодолистик типа дегенерии постепенно дифференцируется на завязь и столбик (стилодий). На ранних стадиях эволюции столбик еще кондупликатный, с явственной брюшной бороздой и примитивным низбегающим рыльцем, состоящим из двух так называемых рыльцевых гребней, соответствующих отогнутым краям верхней части плодолистика (рис. 18). В процессе дальнейшей эволюции низбегающие рыльцевые гребни постепенно

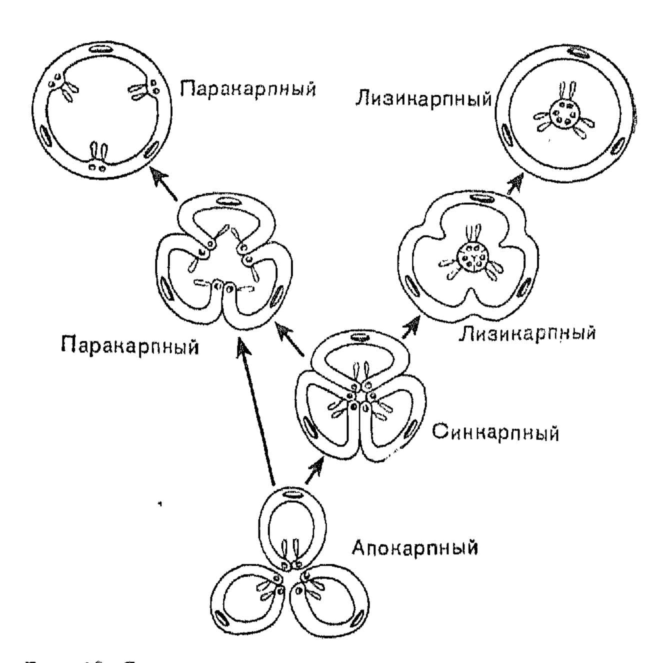


Рис. 19. Схема эволюции основных типов гинецея. Апокарпный гинецей дает начало синкарпному, от которого, в свою очередь, происходит паракарпный и лизикарпный. Паракарпный и лизикарпный типы изображены в двух стадиях эволюции, что дает представление о двух разных путях их происхождения от исходного синкарпного типа. Во многих случаях паракарпный гинецей происходит непосредственно от апокарпного.

укорачиваются, и в конце концов рыльце локализуется на верхушке столбика. Так возникает характерное для многих семейств цветковых растений головчатое рыльце (рис. 18). Но даже и головчатое рыльце часто имеет более или менее двулопастный характер. Эти две лопасти напоминают нам о двух рыльцевых гребнях предковых форм.

Совокупность плодолистиков в цветке называется г и н е ц е е м (введенный еще в 1826 г. термин gynoecium произведен из двух греческих слов: gyne — женщина и oikia — дом). Наиболее примитивные типы гинецея характеризуются свободными плодолистиками, расположенными в спиральном порядке. Гинецей, состоящий из свободных плодолистиков, например гинецей магнолии, лютика или пиона, называется а п о к а р п н ы м (от греч. apo — приставка со значением удаления или отделения и karpos — плод; рис. 19). Апокарпный гинецей характерен для относительно наиболее примитивных семейств. Число плодолистиков в апокарпном гинецее может быть очень различно — от многих до одного. Мономерно-апокарпный гинецей произошел из апокарпного гинецея с несколькими плодолистиками. Из одного плодолистика состоит, в частности, гинецей дегенерии, но в некоторых цветках этого растения иногда встречаются два плодолистика (рис. 56). Из одного плодолистика состоит гинецей лавро-

вых, барбарисовых, некоторых лютиковых, многих розовых, подавляющего большинства бобовых, всех протейных.

В процессе эволюции гинецея плодолистики постепенно срастаются между собой и из апокарпного гинецея возникает ценокарпный (от греч. kainos — общий; рис. 19). В ценокарпном гинецее отдельные столбики (стилодии) могут оставаться свободными или же срастаются, образуя один общий столбик (сложный столбик). Ценокарпный гинецей бывает трех типов: синкарпный, паракарпный и лизикарпный.

Синкарпным (от греч. syn — вместе) называется гинецей из различного числа замкнутых плодолистиков, сросшихся между собой боковыми частями (рис. 19). Он дву- — многогнездный и характеризуется тем, что семязачатки расположены вдоль швов замкнутых плодолистиков, т. е. по углам, образованным брюшными их частями (так называемая угловая плацентация). Синкарпный гинецей обычно происходит из апокарпного гинецея с циклическим (круговым) расположением плодолистиков, но в некоторых случаях он явился производным и от спирального гинецея. Хорошим примером синкарпного гинецея могут служить лилия и тюльпан. На первых порах эволюции синкарпного гинецея срастаются только завязи плодолистиков, а столбики (стилодии) остаются свободными. Но постепенно процессс срастания захватывает также столбики, которые в конце концов срастаются в один сложный столбик, заканчивающийся рыльцевой головкой, что можно видеть у вересковых или у большинства однодольных, в том числе у лилии.

Гораздо чаще синкарпного гинецея встречается паракарпный гинецей (от греч. para — возле, около; рис. 19). Для паракарпного гинецея характерна разомкнутость отдельных плодолистиков при сохранении связи краевых участков соседних плодолистиков. В отличие от синкарпного гинецея паракарпный гинецей морфологически одногнездный и характеризуется так называемой постенной или париетальной плацентацией (от лат. parietalis — стенной, рис. 19). Общеизвестные примеры паракарпного гинецея — мак, огурец, тыква. Во многих случаях паракарпный гинецей произошел из синкарпного. Вероятно, это было связано с тем, что с возникновением синкарпного гинецея необходимость в замкнутости каждого отдельного плодолистика во многих по крайней мере случаях становится, в сущности, уже излишней. Поэтому неудивительно, что паракарпный гинецей возник независимо и параллельно в самых разных линиях эволюции цветковых растений и характеризует многие семейства и целые порядки. Конструктивно паракарпный гинецей более экономичен, чем синкарпный: при относительно меньшей затрате строительного материала обеспечивается вполне эффективная защита и снабжение семязачатков и развивающегося зародыша. Кроме того, пыльцевые трубки имеют более широкий доступ к семязачаткам, чем в многогнездной завязи синкарпного гинецея.

Во многих других случаях паракарпный гинецей произошел скорее всего непосредственно из апокарпного. Таково, вероятнее всего, происхождение паракарпного гинецея некоторых африканских родов семейства аноновых, большинство представителей которого характеризуется апокарпным гинецеем, или же происхождение паракарпного гинецея семейства каперсовых. Таково же, по всем данным, происхождение паракарпного гинецея представителей семейств савруровых и кактусовых, всего порядка фиалковых и целого ряда происшедших от него порядков, а также семейства водокрасовых среди однодольных.

В паракарпном гинецее обычно происходит разрастание плацент, которые часто даже ветвятся. В очень многих случаях эти разросшиеся плаценты сталкиваются в центре завязи, срастаются между собой и полость одногнездного гинецея разделяется на камеры, представляющие собой ложные гнезда. Разросшиеся плаценты хорошо выражены у некоторых тыквенных, например у огурца и арбуза.

В некоторых линиях развития двудольных, например у портулаковых и первоцветных, из синкарпного гинецея возник лизикарпный (от греч. lysis — развязывание, освобождение, растворение). Это одногнездный гинецей, у которого плацентация не париетальная, как у гинецея паракарпного типа, а так называемая свободная центральная, или колончатая. Одногнездность лизикарпного гинецея возникает в процессе эволюции (или в онтогенезе) в результате исчезновения перегородок (боковых стенок) синкарпной завязи. При этом сросшиеся краевые части не разрушаются и не расходятся, и на них по-прежнему продолжают сидеть семязачатки. Таким образом, эти сохраняющиеся краевые части плодолистиков вместе с плацентами превращаются в центральную колонку, возвышающуюся в полости завязи.

Кроме этих трех основных типов ценокарпного гинецея, различают еще так называемый псевдомономерный гинецей. Это очень редуцированный вариант синкарпного или паракарпного гинецея, в котором фертилен и полностью развит лишь один плодолистик. Стерильные плодолистики в псевдомономерном гинецее часто настолько редуцированы, что их присутствие удается обнаружить только в результате специального изучения их анатомического строения и развития. Типичный псев-

домономерный гинецей можно наблюдать у ильма, шелковицы, крапивы, конопли и родственных им растений.

У многих цветковых растений, в том числе у примитивных групп, гинецей еще свободный, не сросшийся с окружающими его частями цветка. Но во многих линиях эволюции цветковых растений совершенно независимо и параллельно произошло большее или меньшее срастание гинецея (как правило, ценокарпного) с окружающими частями цветка и в результате возникла так называемая нижняя завязь. Этот процесс происходил постепенно, и имеются все промежуточные формы между верхней и нижней завязью. Поэтому в морфологии цветка, кроме терминов «верхняя» и «нижняя» завязь, существует также термин «полунижняя» завязь. Происхождение нижней завязи является одним из трудных вопросов эволюционной морфологии растений, и ему посвящена большая литература. Для решения этого вопроса большое значение имело сравнительно-анатомическое изучение цветка, особенно его проводящей системы. Значение проводящей системы в решении различного рода морфологических вопросов основано на ее сравнительно большем постоянстве (консерватизме). Данные по анатомии проводящей системы цветков с нижней завязью приводят к выводу, что в подавляющем большинстве случаев нижняя завязь произошла в результате срастания с завязью оснований чашелистиков, лепестков и тычиночных нитей. Прирастание к завязи тесно облегающей ее цветочной трубки вполне естественно и биологически оправдано. Разные стадии этого прирастания цветочной трубки к завязи можно проследить, например, в семействе вересковых. Однако, как показали те же сравнительно-анатомические исследования, происхождение нижней завязи может быть и иное. У некоторых семейств, таких, как аизооновые, кактусовые, санталовые и родственные им семейства, а также у некоторых других завязь обрастает не цветочная трубка, а цветоложе. Ход проводящих пучков ясно показывает, что завязь как бы погрузилась в чашеобразное углубление цветоложа и срослась с ним. Однако этот второй путь образования нижней завязи наблюдается лишь у очень небольшого числа семейств.

НЕКТАРНИКИ

В цветках двудольных и однодольных растений имеются особые желёзки — н е к т а р н и к и (рис. 20), выделяющие сахаристую жидкость — н е к т а р. Нектар как выделение растений привлек внимание ботаников в конце XVI в., а нектарники начали изучать со времен Линнея. Для обозначения «медоносных частей растений» Линней в 1753 г. предложил термин nectarium. Греческое «нектар» — напиток богов, дарующий бессмертие и вечную юность. Такое название связано с тем, что нектар является источником меда, действительно имеющего ценные целебные свойства. Нектар служит пищей для многих насекомых, в том числе для пчел, которые перерабатывают его в мед, запасая впрок. Первые описания медоносных растений даны Аристотелем и Теофрастом, а мед диких пчел был известен человеку и использовался им еще в глубокой древности. Издавна известен в России гречишный и липовый мед, названия которых дают точное указание медоносных растений, и так называемый цветочный мед, собранный с разных трав.

Добывая нектар и пыльцу, насекомые производят перекрестное опыление цветков. Нектар некоторых тропических и субтропических растений привлекает и птиц. Известно более 2000 видов растений из 50 семейств, которые опыляются птицами, использующими в пищу разные части цветка, главным образом нектар. Это различные виды эвкалипта, алоэ, банксии, протеи, банана, мальвы, шалфея, акации, гревиллеи, баугинии и др. Среди птиц, питающихся нектаром, наиболее известны колибри и цветочницы в Америке и нектарницы, медососы и белоглазки в Старом Свете.

Значение нектарников не ограничивается только этим. Опытами с введением радиоактивных изотопов и прижизненных (витальных) красителей показано, что нектар используется самим цветком, так как происходит поглощение его частями цветка. В момент опыления и прорастания пыльцы нектар, меченный C^{14}, обнаруживается в области рыльца, а после оплодотворения — в области семязачатков, где в это время начинается развитие зародыша. Кроме того, поглощенные вещества передвигаются и в другие части растения (листья, корни), в другие цветки этого же растения и даже выделяются с их нектаром. Предполагают, что нектарники синтезируют какие-то гормональные вещества, необходимые для процессов оплодотворения, развития завязи, плода и семени. Такими веществами, возможно, являются стероидные гормоны. В последнее время они обнаружены у ряда высших растений (фасоль, перилла, марь) и установлено их участие в репродуктивных процессах. Нектар обладает также бактериостатическими свойствами, что обусловливает отчасти лечебное применение меда.

Основными компонентами нектара являются глюкоза, сахароза и фруктоза, соотношение которых варьирует у разных растений; помимо этого встречаются другие сахара, аминокисло-

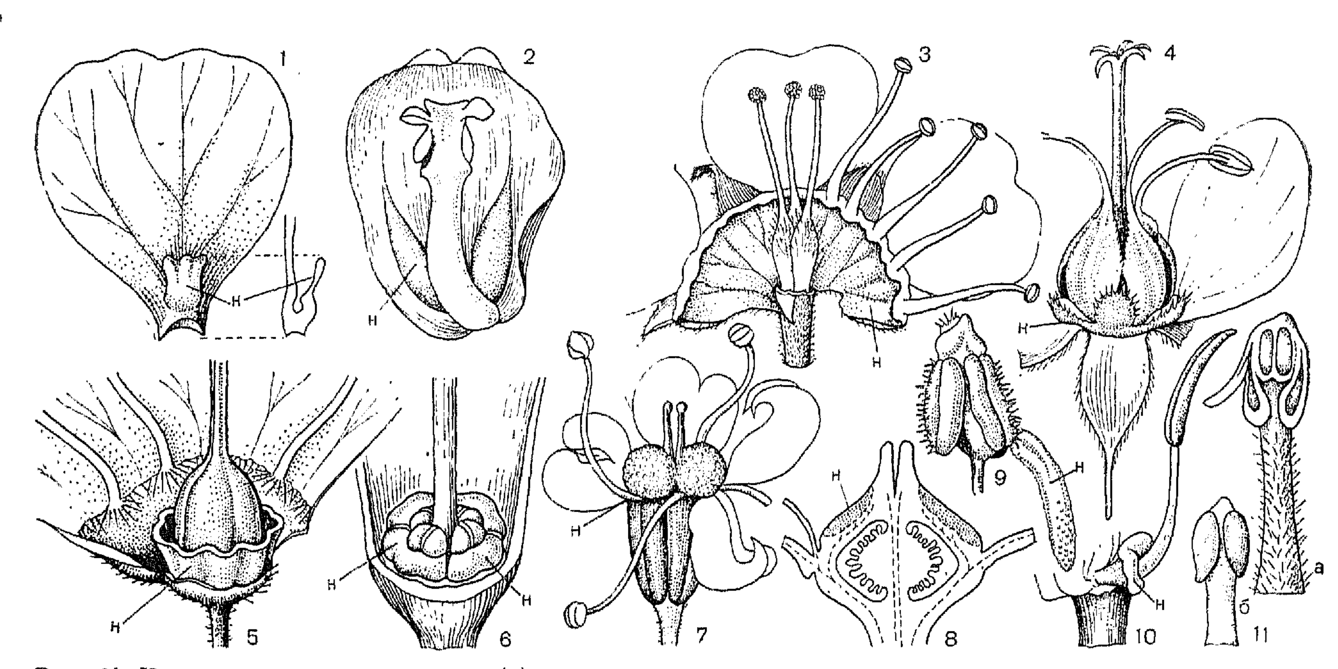


Рис. 20. Некоторые типы нектарников (*н*):

1 — лютик едкий (Ranunculus acer); *2* — барбарис Тунберга (Berberis thunbergii); *3* — пузыреплодник амурский (Physocarpus amurensis), слева тычинки не изображены; *4* — герань луговая (Geranium pratense); *5* — синюха голубая (Polemonium coeruleum); *6* — медуница мягчайшая (Pulmonaria mollissima), околоцветник и тычинки не изображены; *7* — сныть обыкновенная (Aegopodium podagraria); *8* — камнеломка теневая (Saxifraga umbrosa); *9* — фиалка гибридная (Viola hybrida); *10* — ночная фиалка (Hesperis sp.); *11* — авокадо американское (Persea americana), *а* — фертильная тычинка, *б* — стерильная тычинка (нектарник).

ты, белки, витамины и прочие органические и неорганические вещества.

Количество нектара колеблется в очень широких пределах, от едва уловимых следов до десятков миллиграммов в одном цветке. Уровень нектара в цветках гвоздики, княжика, многих бобовых, губоцветных, сложноцветных поднимается до верхушки завязи. В одном цветке княжика накапливается до 90 мг нектара. Особенно большое количество нектара образуется в цветках представителей тропической флоры.

Состав и концентрация компонентов нектара, интенсивность нектаровыделения изменяются в зависимости от вида растений и экологических условий. У разных растений концентрация сахаров достигает 30—60%; очень высокое содержание сахаров в цветках василька шероховатого, черной смородины, клевера, вероники, некоторых протейных, дорнантеса и многих других.

Количество нектара не остается постоянным в течение суток. У большинства растений наибольшее количество нектара выделяется в утренние часы (липа, глухая крапива, душица, бодяк, вика), у других максимум приходится на дневные часы (фацелия, кипрей, дербенник), у третьих — вечером (синюха, чина, медуница).

Нектарники очень разнообразны по величине и форме, по происхождению и расположению на частях цветка. Чаще всего нектарники возникают из эпидермальных и субэпидермальных клеток, которые становятся меристематическими, многократно делятся, образуя железы различной формы (их называют нектарники-эмергенции). Они могут развиваться из эпидермальных и субэпидермальных клеток околоцветника (перигональные нектарники), цветоложа (торальные нектарники), на тычинках (тычиночные, или стаминальные, нектарники), на завязи. Нектарники-эмергенции образуют многоклеточные волоски, сосочки, валики, диски и бугорки. Рассмотрим некоторые примеры нектарников этого типа.

На лепестках лютиков, купальниц и водосбора нектарники имеют вид небольших углублений (так называемые медовые ямки), прикрытых своеобразным язычком. У других растений на лепестках образуются утолщения или валики: две овальные ярко-желтые желёзки хорошо видны в основании лепестков барбарисовых. У цветков с околоцветником, видоизмененным в шпору, нектарники располагаются на шпоре или прикрыты шпорой, куда часто стекает и где накапливается нектар (аконит, чернушка, живокость, настурция). Описанные нектарники являются довольно примитивными, со слабо развитой секреторной функцией. На чашелистиках нектарники образуются реже, чем на других частях цветка. Их можно видеть у представителей липовых, маль-

вовых, стеркулиевых, настурциевых. Морфологически они очень разнообразны и могут быть полыми, плоскими, чешуйчатыми, воронковидными и даже не оформленными. Для них характерно незначительное выделение нектара.

Большое число растений имеет нектарники на цветоложе или цветочной трубке. У одних растений железистая ткань полностью выстилает цветочную трубку и нектарник имеет вид чаши, круга или невысокого утолщения (эвкалипт, липа, малина, яблоня, слива, ежевика, айва, земляника, гранат, крушина, кипрей, баугиния). У других растений нектарник кольцевым валиком, сплошным или прерывистым, окружает основание завязи. Этот тип желёзок широко представлен у видов различных семейств (медуница, норичник, черника, брусника, табак, дурман, глухая крапива, шалфей, гревиллея, цитрус, многие представители бигнониевых и молочайных). У клена плоское нектарное кольцо в виде диска располагается между лепестками и тычинками. Термин «диск» часто применяют для обозначения нектарников любого вида и происхождения. Кольцо железистой ткани из маленьких выпуклостей между тычинками и вокруг завязи развивается у ладанника.

Очень разнообразны нектарники у представителей семейств крестоцветных и гречишных: они образуют шарообразные утолщения, продолговатые выросты и сосочки у основания тычиночных нитей или вокруг них. При таком расположении трудно решить, производными чего — цветоложа или тычинок — они являются.

Образование нектарников может быть связано с членами андроцея. В семействе лавровых они располагаются симметрично двумя желёзками в нижней части тычиночных нитей. У фиалки в нектарник разрастается связник, образующий длинный изогнутый крючковидный вырост. Желёзки разнообразной формы образуются на тычиночных нитях в цветках гвоздичных, маковых (подсемейство дымянковых), льновых. При основании сросшихся тычиночных нитей образуется выпуклое нектарное кольцо у большинства бобовых (иудино дерево, цезальпиния, цератония).

Наконец, нектарники могут возникнуть на завязи, причем наблюдается переход нектарников от основания плодолистиков (магнолия, калужница, горечавка) к его верхней части (толстянка, смородина, крыжовник). При образовании нижней завязи секреторная ткань перемещается на верхнюю часть завязи, располагаясь вокруг основания столбика. Таков широкий плоский нектарник колокольчика, многих зонтичных, сложноцветных, нектарники женских цветков тыквенных.

Рассмотренные примеры показывают разнообразие нектарников как выростов эпидермальных и субэпидермальных клеток частей цветка.

Целый ряд растений имеет нектарники, никак морфологически не выраженные. В этом случае функцию нектарообразования и нектаровыделения выполняют сами эпидермальные и субэпидермальные клетки тех или иных частей цветка. Например, нектар выделяют основания тычиночных нитей и лепестков чая, стенки завязи жасмина, форсайтии, маслины, питтоспорума, магнолии, эврии (Eurya), вороица (Actaea), стаминодии княжика, ломоноса.

Наконец, есть группа нектарников, возникших из зачатков недоразвитых органов — лепестков (ива), тычинок, завязи. Чаще всего они развиваются в однополых цветках, где нектарником становится редуцированный гинецей или андроцей (зорька луговая, надуб, мужские цветки тыквенных, многие зонтичные, лавровые, самшитовые, папайя).

Описанные выше типы нектарников характерны для двудольных растений. Гистологически типичные нектарники представлены многослойной мелкоклеточной тканью, клетки которой богаты цитоплазмой и органеллами. В нектароносной ткани содержатся различные пигменты, за счет чего нектарники могут быть желтыми, зелеными, розовыми и даже синими.

Многие нектарники снабжены проводящими пучками, по которым к ним подаются разнообразные вещества, используемые для образования нектара. Нектарообразование — сложный процесс, связанный с деятельностью всей клетки и с ферментативными превращениями поступающих веществ. Выделение нектара происходит диффузным путем или через видоизмененные устьица.

У однодольных растений нектарники, состоящие лишь из одного слоя железистой эпидермы, развиваются на месте срастания плодолистиков, так называемые септальные нектарники (лилейные, ирисовые, амариллисовые и другие растения).

Рассматривая происхождение, морфологию и топографию нектарников, удается проследить определенное направление эволюции от нектарников, развивающихся на многочисленных листочках околоцветника у примитивных растений, к кольцевому нектарнику, расположенному вокруг завязи, и, наконец, к нектарнику на завязи или столбике. Эти прогрессивные изменения нектарников хорошо согласуются с общими изменениями цветков при приспособлении растений к перекрестному опылению (усиление зигоморфии, уменьшение числа членов цветка, появление «медовых меток» и т.д.).

ОБОЕПОЛЫЕ И ОДНОПОЛЫЕ ЦВЕТКИ

Цветки бывают обоеполые (с андроцеем и гинецеем) или однополые (только с андроцеем или только с гинецеем). Однополые цветки могут быть или на одном и том же растении, как у дуба, березы, молочая, кукурузы (и тогда растение как целое обоеполое), или же на разных растениях, как у тополя, ивы, конопли (тогда мы имеем мужские и женские растения). В связи с этим в ботанической литературе уже давно существуют два термина — однодомный и двудомный. Со времен Линнея многие ботаники эти термины применяют к самим растениям и говорят о растениях двудомных и однодомных. Если на растении встречаются как обоеполые, так и однополые цветки, как у многих сложноцветных, то о них говорят, что они полигамные (от греч. poly — много и gamos — брак). Однако, начиная с О. П. де Кандолля, С. Л. Эндлихера, Д. Бентама и Дж. Д. Хукера и кончая А. Энглером, Р. Веттштейном, А. Б. Рендлом и Дж. Хатчинсоном, многие авторы применяют термины «двудомный» и «однодомный» только к цветкам, а не к целым растениям. Возникающие иногда споры о том, какое из двух этих применений терминов более правильно, в сущности, лишены смысла. О конопле или об иве можно с равным основанием говорить, что они двудомные или что цветки у них двудомные. В зависимости от контекста может быть удобнее то одно, то другое употребление этих терминов и ни в одном случае это не вызовет недоразумения.

Имеются все основания считать, что однополые цветки возникли из обоеполых, а у однополых цветков двудомность — явление более позднее, чем однодомность. Начиная со второй половины прошлого века многочисленные исследования по сравнительной морфологии и биологии опыления привели к выводу, что однополые цветки возникли из обоеполых в результате недоразвития или полного подавления в одних случаях тычинок, а в других — плодолистиков. В однополых цветках многих родов и целых семейств часто сохраняются редуцированные остатки (рудименты) тычинок и плодолистиков (так называемые стаминодии и карпеллодии). Такие остаточные образования можно видеть в цветках представителей самых разных семейств, в том числе у платана, некоторых тутовых, крапивных и ореховых. Основной биологической причиной перехода обоеполых цветков в однополые является более надежное перекрестное опыление, на что в свое время указал еще Чарлз Дарвин.

Прочитав эти строки, читатель может задать вопрос: а можно ли говорить о поле цветка, ведь цветок — это часть спорофита, или бесполого поколения, и тем самым лишен пола? Некоторые ботаники так и считают, и вместо терминов «мужской», «женский» и «обоеполый» предпочитают употреблять термины «тычиночный», «пестичный» и «совершенный» (совершенный в том смысле, что имеются как тычинки, так и плодолистики). Однако большинство ботаников продолжают пользоваться терминами «обоеполый» и «однополый», «мужской» и «женский», и притом с полным основанием. Морфологически цветок является, несомненно, частью спорофита, но функционально он имеет самое непосредственное отношение к половому процессу.

Когда мы говорим о мужских и женских цветках, то имеем в виду их роль в подготовке полового размножения, а не принадлежность к половому поколению (гаметофиту). Все дело в том, что генетическая и физиологическая дифференциация между мужским и женским полом переходит и на бесполое поколение, происходит определенная сексуализация спорофита. Это особенно хорошо выражено у двудомных растений (у растений с двудомными цветками). Мужские и женские растения конопли различаются генетически и физиологически, и можно даже сказать, что мужская конопля не в меньшей степени мужская, чем самцы у животных. С таким же основанием можно считать тычинку мужской структурой, а плодолистик — женской.

УМЕНЬШЕНИЕ И УВЕЛИЧЕНИЕ ЧИСЛА ОДНОЗНАЧНЫХ ЧАСТЕЙ ЦВЕТКА

Если сравнить относительно более примитивные семейства с семействами, расположенными на конечных ответвлениях родословного древа цветковых растений, то можно заметить, что у первых цветки часто состоят из относительно большего числа однозначных частей, в то время как у последних число частей обычно небольшое и фиксированное. На это происходящее в процессе эволюции уменьшение числа гомологичных частей цветка обратил внимание выдающийся немецкий ботаник прошлого века Карл Нэгели (1884). Русский ботаник К. С. Мережковский (1910), широко известный оригинальной «теорией двух плазм», сформулировал особый закон, названный им «законом интеграции гомологов». По Мережковскому, уменьшение числа членов цветка «соответствует общему принципу эволюции, а именно закону интеграции гомологов, согласно которому при эволюции число однородных частей, или гомологов, уменьшается». В настоящее время это явление известно под названием

олигомеризации (от греч. oligos — немногочисленный и meros — часть).

Олигомеризация является главным, но не единственным направлением эволюции числа однозначных частей цветков. В некоторых линиях эволюции цветковых растений происходил противоположный процесс полимеризации, или увеличения, числа частей. Хорошие примеры — семейства аизооновые и кактусовые.

СПИРАЛЬНОЕ И ЦИКЛИЧЕСКОЕ РАСПОЛОЖЕНИЕ ОДНОЗНАЧНЫХ ЧАСТЕЙ ЦВЕТКА

Примитивные типы цветка характеризуются еще относительно длинным цветоложем. В процессе эволюции цветоложе постепенно укорачивается и у наиболее подвинутых групп оно обычно очень короткое и фактически доведено до минимума. Однако следует иметь в виду, что в некоторых случаях мог произойти и обратный процесс удлинения цветочной оси. Можно почти с уверенностью утверждать, что длинное цветоложе крошечного лютикового мышехвостника (Myosurus minimus) вторичного происхождения. По всей вероятности, вторичное удлинение цветоложа произошло также у некоторых видов магнолии. Но все же основным направлением эволюции было, бесспорно, укорочение цветоложа.

В связи с укорочением цветоложа и, следовательно, сокращением междоузлий части цветка все более сближаются, что приводит к переходу первоначально спирального их расположения в циклическое (круговое). В циклических цветках их части обычно расположены мутовчато, реже супротивно. Циклические цветки встречаются гораздо чаще спиральных и характерны для всех сколько-нибудь подвинутых семейств. Промежуточное положение занимают так называемые спироциклические, или гемициклические, цветки, например, цветок *лютика*. Но и в циклическом цветке части круга находятся, строго говоря, не на одной высоте, а располагаются по тому же принципу, что и в спиральном цветке.

Переход от спирального расположения частей цветка к циклическому начинается или с околоцветника, или с плодолистиков, а иногда одновременно с двух сторон. Обычно позже всех переходят в циклическое расположение тычинки. У магнолиевых и лютиковых переход от спирального расположения к циклическому начинается с околоцветника, но у бадьяна, например, циклическое расположение наблюдается только в гинецее, в то время как околоцветник и андроцей еще спиральные.

АКТИНОМОРФНЫЕ, ЗИГОМОРФНЫЕ И АСИММЕТРИЧНЫЕ ЦВЕТКИ

У многих цветковых растений, включая примитивные группы, цветки актиноморфные (правильные), т. е. могут быть разделены вертикальной плоскостью, проходящей через ось, на равные половины не менее чем в двух направлениях. В процессе специализации (связанной с биологией опыления) во многих линиях эволюции из актиноморфных цветков возникли зигоморфные (неправильные) цветки. В отличие от актиноморфных цветков зигоморфные цветки могут быть разделены вертикальной плоскостью, проходящей через их ось, на две половины только в одном направлении (например, цветок гороха или львиного зева). Кроме симметричных, т. е. актиноморфных и зигоморфных цветков, встречаются также асимметричные цветки, т. е. цветки, которые невозможно разделить на две равные (симметричные) половины. Примером является цветок канны.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЦВЕТКА

Каково происхождение цветка? Этому вопросу посвящена обширная литература и было предложено много так называемых теорий цветка. В частности, неоднократно выдвигалось предположение, что цветок произошел из стробила (шишки) тех или иных групп голосеменных, в частности из стробила саговниковых (цикадовых), гнетовых или беннеттитовых. Однако в настоящее время считается гораздо более вероятным, что как стробилы голосеменных, так и цветок имеют лишь общее происхождение из репродуктивных побегов примитивных и еще лишенных стробилов голосеменных, каковыми, как мы знаем из предыдущего тома, были семенные папоротники, или лигиноптеридопсиды. При этом эволюция цветка, как и эволюция стробилов разных классов голосеменных, пошла совершенно разными путями. Таким образом, современные представления основаны на предположении, что основные части цветка — тычинки и плодолистики — произошли из спороносных органов предков цветковых растений. Это противоречит так называемой классической теории цветка, восходящей к В. Гёте («Опыт объяснения метаморфозы растений», 1790) и О. П. де Кандоллю («Элементарная теория ботаники», 1813). Согласно классической, или фолиарной (листовой), концепции, тычинки и плодолистики, так же как чашелистики и лепестки, представляют собой видоизмененные (метаморфизированные) вегетативные листья. Но мы уже знаем, что если чашелистики действительно представляют со-

бой видоизмененные верховые листья, то этого нельзя сказать про тычинки и плодолистики. Согласно неоклассическим представлениям, эти последние произошли не из вегетативных листьев, как думали Гёте и де Кандолль, а из спороносных структур предковых форм, т. е. никогда, ни на одной стадии эволюции не были вегетативными органами. Однако в настоящее время трудно сказать с определенностью, какими были эти спороношения — трехмерными или плоскими, листовидными.

СОЦВЕТИЕ

Очень часто растение развивает лишь один цветок, как это мы видим, например, у тюльпана и многих других травянистых растений. Нередко цветки бывают расположены одиночно на верхушке вегетативных побегов, как у большинства магнолиевых или у новокаледонского рода зигогинум из семейства винтеровых, или же одиночные цветки сидят в пазухах вегетативных листьев, как у рода микелия (Michelia) из семейства магнолиевых и у родов дегенерия, бадьян, лимонник, кадсура и др. Но гораздо чаще цветки сидят не одиночно, они образуют группировки с определенным их расположением, называемые с о ц в е т и я м и. Более того, одиночное расположение цветков, по-видимому, во всех случаях вторичного происхождения, т. е. возникло в результате редукции соцветия. В большинстве случаев это достаточно очевидно и признается всеми, кто сталкивался с этим вопросом. Однако наличие одиночных, особенно одиночных верхушечных, цветков у некоторых относительно примитивных двудольных дало повод некоторым крупным ботаникам, начиная с А. Брауна (1875), высказать предположение, что исходной формой расположения цветков было их одиночное расположение на верхушках вегетативных побегов. Особенно подробно мотивировал эту точку зрения уже упоминавшийся нами ранее английский ботаник Дж. Паркин (1914) в работе, посвященной эволюции соцветий. Однако примитивность одиночного расположения цветков вызывает сомнения, высказанные, в частности, известными американскими ботаниками А. Имсом (1961) и Дж. Л. Стеббинсом (1974). В некоторых случаях вторичность одиночных верхушечных цветков очевидна. Так было показано, что одиночный верхушечный цветок рода зигогинум возник в результате редукции соцветия и представляет собой конец редукционного ряда. Менее очевидна вторичность терминального расположения цветка у некоторых родов магнолиевых. Но вторичность одиночных терминальных цветков — явление столь широко распространенное у цветковых растений, что возникает серьезное сомнение в их первичности даже у такого относительно примитивного семейства, как семейство магнолиевых.

Соцветия отличаются исключительным разнообразием, которое с трудом поддается классификации. Классификация соцветий особенно затрудняется тем, что в результате параллельной эволюции сходные архитектурные их типы появляются независимо в разных, причем часто далеких систематических группах. Кроме того, наблюдается много промежуточных форм между разными типами соцветий. Но так как строение соцветий и их развитие имеют большое значение для точного описания и систематизации цветковых растений, то уже давно предпринимаются попытки их классификации.

Еще в 1826 г. было предложено разделить все многообразие соцветий на две основные категории, которые разными авторами называются по-разному. Наиболее употребительны в е р х о ц в е т н ы е, о п р е д е л е н н ы е и з а к р ы т ы е соцветия для первой группы и б о к о ц в е т н ы е, н е о п р е д е л е н н ы е и о т к р ы т ы е — для второй (рис. 21 и 22). Термины «верхоцветные» и «бокоцветные», принятые, в частности, в «Курсе высших растений» М. И. Голенкина (1937), являются, вероятно, наиболее выразительными.

У верхоцветных, или закрытых, соцветий, как показывает само название, верхушка главной оси рано заканчивается цветком, что тем самым ограничивает ее дальнейший рост, а остальные цветки появляются на боковых осях. Поэтому верхушечный цветок, как правило, раскрывается раньше боковых. Распускание боковых цветков обычно происходит в нисходящей (базипетальной) последовательности, но они могут раскрываться и в противоположной (акропетальной) последовательности или даже раскрывание начинается в средней части соцветия и продолжается как акропетально, так и базипетально.

У бокоцветных, или открытых, соцветий верхушка главной оси развивающегося соцветия не заканчивается цветком, но продолжает некоторое время формировать боковые цветки и, когда, в конце концов, прекращает рост, образует различного вида абортивные верхушки оси. В некоторых случаях все боковые цветки завершают развитие, и настоящая верхушка соцветия бывает в таких случаях очень маленькой или даже неразличимой. В других случаях вся верхушечная область соцветия может состоять из апикальной меристемы вместе с несколькими недоразвитыми прицветниками и зачатками боковых цветков. Для бокоцветных соцветий характерно распускание цветков в восходящей (акропетальной) последовательности, хотя имеется немало исключений.

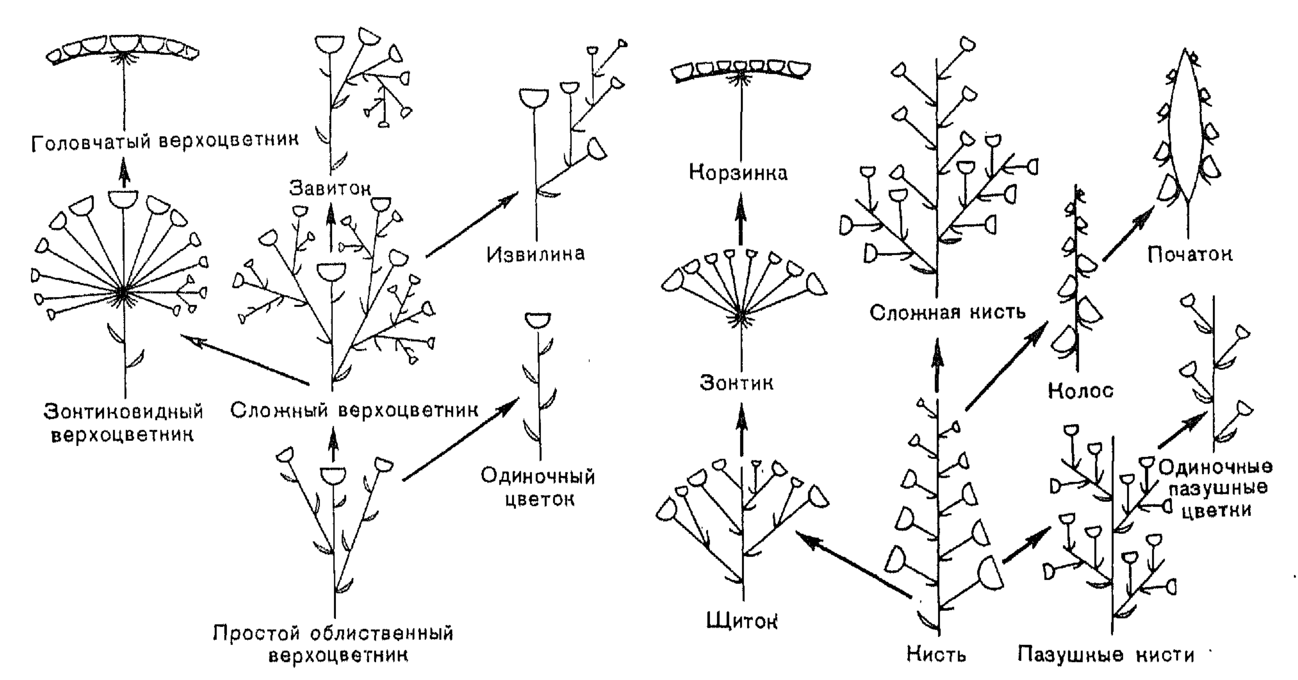


Рис. 21. Схема эволюции верхоцветных соцветий.

Рис. 22. Схема эволюции бокоцветных соцветий.

Различия между этими основными категориями соцветий не столь резкие, как может показаться. Как установил более ста лет назад известный немецкий ботаник А. Эйхлер (1875), нет резкой границы между обеими категориями соцветий и существуют промежуточные и смешанные типы. Кроме того, если более примитивные типы верхоцветных и бокоцветных соцветий обычно легко различаются по указанным признакам, то наиболее специализированные и особенно редуцированные их типы часто почти неотличимы друг от друга. Однако нельзя согласиться с известным немецким ботаником В. Троллем (1964), который утверждает, что, хотя цимозный (верхоцветный) тип ветвления может быть найден у соцветий разного типа, «цимозное соцветие» не существует как самостоятельный морфологический тип. Правда, у многих семейств имеются как верхоцветные, так и бокоцветные соцветия, а также промежуточные и смешанные формы. Но, с другой стороны, как это особенно подчеркивает Дж. Л. Стеббинс (1974), у очень многих семейств, вероятно даже у большинства, соцветия в отношении их главной оси или исключительно верхоцветные, или только бокоцветные. У всех винтеровых, гвоздичных, рутовых, гераниевых, льновых, горечавковых, мареновых и других главная ось верхоцветная, а у всех крестоцветных, вересковых, бобовых, кипрейных, зонтичных, пасленовых, норичниковых, геснериевых, вербеновых, губоцветных, сложноцветных и почти всех семейств однодольных она бокоцветная. Это постоянство верхоцветного или бокоцветного типа соцветия для многих крупных систематических единиц говорит о том, что деление соцветий на эти два основных типа не является произвольным.

Начиная с Д. Паркина (1914) и кончая Дж. Л. Стеббинсом (1974), ботаники, писавшие об эволюции соцветий, верхоцветный (закрытый, или определенный) тип считали исходным, а бокоцветный (открытый, или неопределенный) — производным от него.

ВЕРХОЦВЕТНЫЕ, ИЛИ ЗАКРЫТЫЕ, СОЦВЕТИЯ

Как в верхоцветных, так и в бокоцветных соцветиях боковые цветки могут сидеть или в пазухах малоизмененных, или лишь несколько уменьшенных в размерах вегетативных листьев, или же они сидят в пазухах прицветников (брактей), представляющих собой мелкие, сильно упрощенные листья. В первом случае мы имеем облиственное, или ф р о н д о з н о е (от лат. frons — облиственная ветвь), а во втором — б р а к т е о з н о е соцветие. Между ними имеются постепенные переходы. В некоторых случаях отсутствуют как листья, так и прицветники (например, у крестоцветных).

Есть все основания считать исходным, наиболее примитивным из известных нам типов закрытых соцветий облиственный верхоцветник (несколько искусственный, но довольно точный русский термин «верхоцветник»

соответствует термину cyma, употребляемому в ботанической латыни). Наиболее просто устроен (но не обязательно наиболее примитивен) однолучевой верхоцветник, или простой монохазий (от греч. monos — один и chasis — деление), у которого под верхушечным цветком главной оси расположена лишь одна боковая ветвь, заканчивающаяся цветком. Однолучевой верхоцветник состоит, таким образом, лишь из двух цветков. Этот тип соцветия часто встречается у представителей семейства лютиковых. У них же можно нередко видеть двулучевой верхоцветник, у которого под верхушечным цветком главной оси расположены два боковых цветоносных побега. Если двулучевой верхоцветник развивается у растений с супротивным листорасположением, как, например, у каликантуса западного (Calycanthus occidentalis), то боковые ветви соцветия также бывают супротивными. Наконец, если под верхушечным цветком главной оси расположено несколько или много боковых цветоносных побегов, то мы имеем многолучевой верхоцветник, или плейохазий (от греч. pleion — больше). Примером этого последнего могут служить соцветия представителей семейства толстянковых. Простой малоцветковый верхоцветник, особенно верхоцветник облиственный, представляет собой, вероятно, наиболее примитивный тип верхоцветного соцветия (рис. 21).

Простой верхоцветник дает начало сложному верхоцветнику, у которого под верхушечными цветками двух боковых цветоносных побегов (очередных или супротивных) сидят два цветоносных побега, в свою очередь несущих по два цветка в пазухах своих прицветников, и т. д. Сложный верхоцветник возникает из простого посредством повторного ветвления. Таким путем возникает, например, рыхлое сложное верхоцветное соцветие видов лютика и лапчатки, а также многих гвоздичных. У некоторых видов лютика имеются цветоносные побеги даже пятого порядка. У некоторых видов рода гипсолюбка, относящегося к семейству гвоздичных, ветвление может идти еще дальше. Некоторые рыхлые сложные верхоцветники с длинными междоузлиями, например соцветия некоторых лютиков, василисников и ломоноса, гидрангеи метельчатой (Hydrangea paniculata), сирени, бересклета и представителей валериановых, называют метелкой (лат. panicula). Но так как в ботанической литературе метелкой чаще называют особый тип бокоцветного соцветия (см. ниже), то метелку типа гипсолюбки или гидрангеи лучше называть верхоцветной или закрытой метелкой.

Посредством сокращения междоузлий или недоразвития части цветков возникают различные модификации сложного верхоцветника, как щитковидные и зонтиковидные верхоцветники и некоторые другие. Так, сокращение междоузлий наблюдается у некоторых гвоздичных (из подсемейства Silenoideae), где возникают зонтиковидные верхоцветники. Хорошим примером может служить гвоздика бородатая (Dianthus barbatus). Дальнейшее сокращение междоузлий приводит к образованию верхоцветных пучков, как у гвоздики красивоголовчатой (D. calocephalus) или смолевки мелкоголовчатой (Silene capitellata).

В некоторых линиях эволюции цветковых растений сложные верхоцветники подвергаются столь глубоким видоизменениям, что часто бывает трудно выяснить их настоящую морфологическую природу. Очень интересны в этом отношении головчатые верхоцветники (верхоцветные головки, или просто головки) некоторых видов кизила, ворсянковых, а также некоторых валериановых и мареновых. Но еще бо́льшим изменениям подверглись сложные верхоцветники у ряда представителей крапивных и тутовых. Наиболее замечательны высокоспециализированные соцветия фикуса, называемые сикониями (от греч. sykon — инжир). Еще немецкий ботаник А. Эйхлер (1878) считал соцветия инжира и других видов рода фикус верхоцветниками, у которых все оси слились в общую массу и эта масса вогнулась и замкнулась наверху так, что все цветки перешли на внутреннюю сторону.

Очень интересна также эволюция верхоцветных соцветий березовых, буковых и лейтнериевых, где они настолько видоизменились, что ботаникам не легко было выяснить их морфологическую природу.

У некоторых родов и даже семейств в результате подавления одной из двух ветвей каждого разветвления сложного верхоцветника возникает сложный монохазий. Он бывает двух основных типов. Когда каждая новая боковая ветвь появляется последовательно справа и слева на одной и той же стороне симподиальной главной оси, т. е. когда точки прикрепления цветков располагаются вдоль зигзагообразной линии на одной ее стороне, то в результате все цветки оказываются обращенными в одну сторону. Такое соцветие, у которого все цветки сидят на спинной стороне обычно более или менее улиткообразно закрученной главной оси, называется завитком (русский термин «завиток» соответствует латинскому cincinnus). Завитки характерны для некоторых толстянковых, таких, как очиток

(Sedum) и эчеверия (Echeveria), для росянки (Drosera), солнцецвета (Helianthemum), большинства пасленовых, гидрофилловых (Hydrophyllaceae), бурачниковых, некоторых валериановых (Centranthus) и др. У очитка и росянки в завитке еще сохранились прицветники, но у бурачниковых прицветники или вовсе не развиваются, как у незабудки (Myosotis), или же развиваются лишь прицветники, располагающиеся двумя рядами на нижней (брюшной) стороне закрученной оси, тогда как цветки сидят на верхней (спинной) ее стороне. У гидрофилловых и пасленовых завитки очень специализированного типа, без прицветников.

У однодольных особой формой завитка является так называемый серп (лат. drepanium). Подобно завитку двудольных, у серпа каждая новая боковая ветвь появляется на одной и той же стороне симподиальной главной оси, но, в отличие от завитка, только в одной (медианной) плоскости. В результате все последовательно возникающие прицветники сидят на той же стороне, что и цветки. Серп можно видеть у представителей ситниковых и марантовых.

Другой распространенной формой сложного монохазия является извилина (bostryx, от греч. bostrychos — локон). Извилина характеризуется тем, что боковые ветви появляются поочередно на двух сторонах симподиальной оси. Точки отхождения цветков от главной оси расположены у извилины по спирали. Примерами извилины могут служить соцветия зверобоя (Hypericum) и красоднева (Hemerocallis).

Извилина, в свою очередь, может подвергаться некоторым видоизменениям, иногда совершенно меняющим ее общий вид. Наиболее интересным видоизменением извилины является зонтиковидная извилина, которая образуется путем сокращения главной оси. В результате боковые ветви извилины настолько сближаются, что кажутся выходящими почти из одной точки, и извилина имитирует зонтик. Зонтиковидная извилина состоит из нескольких монохазиев с укороченными междоузлиями. Такой зонтиковидной извилиной являются соцветия пеларгониума (Pelargonium) и ряда других гераниевых, ластовня (Asclepias) и других ластовневых, амариллисовых, луковых и ряда лилейных. У гусиного лука (Gagea) зонтиковидная извилина редуцирована до нескольких или даже до одного цветка. Зонтиковидная извилина является закрытым, или верхоцветным, соцветием, в то время как настоящий зонтик первоцветных и зонтичных — соцветие открытое, или бокоцветное.

Другим видоизменением извилины, характерным для некоторых однодольных, является веер, или опахало (rhipidium, от греч. rhipis — раздувальный мех, веер). Боковые ветви появляются у веера поочередно на двух сторонах главной оси, как у извилины, но каждая последующая ветвь отходит в направлении, противоположном предыдущей ветви, т. е. под углом 180°. В результате образуется плоское вееровидное соцветие. Веер встречается у представителей семейства ирисовых (у подсемейства Iridoideae), а также у некоторых ситниковых (например, у ситника развесистого — Juncus effusus).

БОКОЦВЕТНЫЕ, ИЛИ ОТКРЫТЫЕ, СОЦВЕТИЯ

Бокоцветные соцветия в процессе эволюции возникают из верхоцветных. Наиболее примитивным типом бокоцветного соцветия является, по-видимому, кисть (соответствует латинскому термину racemus — виноградная кисть, гроздь). Кисть представляет собой удлиненное бокоцветное соцветие, с цветками на ножках, выходящих обычно из пазух кроющих листьев (облиственная кисть) или прицветников (брактеатная кисть), реже без листьев и прицветников (безбрактейная кисть). Переход верхоцветного соцветия в кисть можно хорошо проследить в семействе лютиковых, в частности у живокости (Delphinium), консолиды (Consolida) и аконита (Aconitum). Кисть возникает у этих родов из многолучевого верхоцветника, который характерен для некоторых их видов. Так, у консолиды развесистой (Consolida divaricata) соцветие представляет собой растопыренно-ветвистый, отчасти облиственный, многоцветковый верхоцветник. Соцветие многих других видов этих родов представляет собой или промежуточную форму между верхоцветником и кистью, или типичную кисть. Переход верхоцветного соцветия в бокоцветное происходит у них в результате увеличения числа боковых цветоносных побегов и изменения относительного порядка распускания цветков, когда верхушечный цветок главной оси перестает развиваться первым и цветение происходит в акропетальной последовательности. Следующим шагом на пути к образованию бокоцветного соцветия является задержка в развитии, а затем и полное подавление верхушечного цветка. В результате верхушечный цветок совершенно исчезает, оставляя лишь маленькую нить или легкий выступ, и соцветие становится настоящей кистью. Очень интересны также переходы от верхоцветника к кисти в роде василисник (Thalictrum), а также в семействе маковых.

Дальнейшая эволюция шла в двух разных направлениях. В результате укорочения цветоножек независимо в разных группах кисть

превратилась в колос (лат. spica), характеризующийся сидячими цветками. Настоящий колос можно видеть у заразихи и подорожника. Что касается пшеницы и целого ряда других злаков, соцветия которых принято называть колосом, то со строго морфологической точки зрения их нельзя отнести к колосу, так как они представляют собой сложные соцветия. У рода родолея (Rhodoleia) из семейства гамамелисовых, у видов клевера, у колокольчика клубочкового (Campanula glomerata) и некоторых других растений образовался своеобразный головчатый колос. В результате утолщения оси колоса, становящейся мясистой, возникает початок (от греч. spadix — пальмовая ветвь с плодами), характерный, например, для ароидных. Его нельзя смешивать с ложным початком кукурузы, представляющим собой сложное соцветие. Другим видоизменением колоса является сережка (лат. amentum), отличающаяся тонкой и гибкой главной осью. Примеры сережки — соцветия тетрацентрона, корилопсиса, ивы, смородины. Термин «сережка» часто применяется к сережковидным соцветиям буковых и березовых, но они фактически представляют собой сложные верхоцветники и относятся, таким образом, к категории верхоцветных соцветий. Это сходство двух морфологически разных типов соцветий связано с приспособлением к ветроопылению и представляет собой один из многих случаев эволюционной конвергенции. Наконец, из кисти в результате ветвления боковых осей возникает метелка (лат. panicula). Соцветие некоторых видов юкки и агавы, так же как соцветие различных лилейных и близких семейств, представляет собой сложную кисть и, таким образом, морфологически является метелкой иного рода, чем верхоцветная метелка василисника или норичника (см. выше).

В некоторых группах цветковых растений из кисти возник так называемый щиток (соответствует латинскому термину corymbus, происходящему от греч. corymbos — пучок, гроздь, кисть). Щиток — это, в сущности, укороченная кисть, в которой все цветки располагаются в одной горизонтальной плоскости. При этом цветоножки тем длиннее, чем ниже на главной оси помещаются цветки. Таковы, например, соцветия различных крестоцветных. Щиткообразные соцветия мы встречаем также у растений с верхоцветным типом, как некоторые виды бузины.

Из щитка, в свою очередь, возникает зонтик (соответствует латинскому umbella — солнечный зонтик). Главная ось у зонтика не развита или очень короткая, но отдельные цветки сидят на ножках, располагаясь в одной горизонтальной плоскости, как в щитке. Внутренние цветки зонтика обычно лишены прицветников, в то время как наружные имеют часто довольно крупные кроющие листья. Зонтик характерен для первоцветных, многих аралиевых и зонтичных.

Из зонтика возникла еще более специализированная форма бокоцветного соцветия, называемая корзинкой. Видоизменение зонтика заключается здесь в том, что цветоножки сокращаются и делаются незаметными или почти незаметными, а главная ось утолщается и становится блюдцеобразной или более или менее шарообразной (поэтому корзинку часто называют также головкой, но следует помнить, что это бокоцветная головка, т. е. соцветие иного типа, чем верхоцветная головка ворсянковых или некоторых валериановых). Корзинка окружена многолистной оберткой. Корзинка характерна для некоторых зонтичных, таких, как подлесник (Sanicula) и синеголовник (Eryngium), для семейств калицеровых и сложноцветных. У всех этих растений корзинка возникла не из кисти, как головчатое соцветие клевера, а именно из зонтика. Таким образом, открытые корзинки калицеровых и сложноцветных произошли совершенно иным путем, чем закрытые головчатые соцветия ворсянковых, а также валериановых и мареновых.

Мы уже указывали выше, что нет резкой грани между верхоцветными и бокоцветными соцветиями и известны многочисленные промежуточные формы. Встречаются, в частности, смешанные типы соцветия, несущие черты обоих типов. Наиболее характерно в этом отношении метелковидное соцветие, известное под названием тирса (лат. thyrsus, от греч. thyrsos — культовый жезл, увитый плющом и виноградом, который использовался в вакхических торжествах в честь бога Диониса). Главная ось тирса характерна для соцветий бокоцветного типа, а боковые оси верхоцветные, или наоборот. К этому сборному типу можно отнести, например, соцветия ясенца (Dictamnus), конского каштана (Aesculus), различных бурачниковых (например, Echium) и норичниковых (например, Verbascum).

Таковы основные типы соцветий и главные направления их эволюции. В действительности типов соцветий значительно больше и их эволюция представляет собой гораздо более сложную картину, чем та, которая изображена на сильно упрощенных схемах (рис. 21 и 22). Это разнообразие типов соцветий усиливается еще тем, что встречаются различные и иногда очень сложные сочетания элементарных соцветий. Таковы, например, сложные зонтики в семействе зонтичных или сережковидные сложные соцветия березы, ольхи и лещины. Сложные соцветия бывают однородные или

разнородные. В первом случае они состоят из простых соцветий одного и того же типа, как сложные зонтики семейства зонтичных или сложные колосья многих злаков. Во втором случае, как, например, у злаков с метелковидными соцветиями, у губоцветных, многих сложноцветных и др., они состоят из соцветий разного рода. Интересно, однако, что эволюция сложных соцветий часто идет по тем же путям и направлениям, что и эволюция простых соцветий. Более того, нередко сложные соцветия имитируют архитектуру простых соцветий. Таковы, например, сложные сережковидные соцветия березовых, удивительно похожие на простые сережки ивы. Еще более замечательны сложные корзинки некоторых сложноцветных, например мордовника (Echinops), внешне неотличимые от простых (элементарных) корзинок. При этом в эволюции простых и сложных корзинок сложноцветных наблюдается замечательный параллелизм.

Изучение соцветий представляет исключительный интерес не только для эволюционной морфологии, но в не меньшей степени для биологии опыления. Ведь, в сущности, все изменения в архитектуре соцветий, в их упрощении или усложнении, в изменении порядка распускания цветков и т. д. имеют глубоко приспособительный характер, связанный с различными агентами опыления и с разными приспособлениями для его обеспечения.

МИКРОСПОРАНГИИ, МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И ПЫЛЬЦЕВЫЕ ЗЕРНА

РАЗВИТИЕ МИКРОСПОРАНГИЕВ

По мере развития тычинки очень рано начинаются процессы, которые приводят к формированию пыльника. Под эпидермой будущего пыльника, недалеко от его поверхности, появляются четыре группы более крупных клеток — по две группы в каждой лопасти обычно двулопастного пыльника. Эти клетки отличаются густой цитоплазмой и крупными ядрами. В процессе дальнейшего развития из этих четырех групп клеток образуются четыре *микроспорангия*. По мере того как клетки каждой из этих групп продолжают делиться и увеличиваться в размерах, происходит их дифференциация: периферические клетки остаются стерильными, в то время как внутренние клетки дают начало первичным спорогенным клеткам. Из периферических стерильных клеток образуется стенка микроспорангия, которая на первых порах состоит из одинаковых клеток. Однако вскоре стенка микроспорангия дифференцируется на три слоя: внешний слой (эндотеций), средний слой и самый внутренний слой (тапетум).

Внешний слой стенки микроспорангия, обычно называемый *эндотецием* (от греч. endon — внутри и theke — вместилище), характеризуется тем, что клетки его обычно несут на внутренней, обращенной к центру стороне специальные подковообразные утолщения (направленные открытой стороной к эпидерме), которые способствуют раскрыванию зрелого пыльника. Такие утолщения в процессе эволюции возникают не только в эндотеции, но и на стенках соседних клеток подэпидермального слоя пыльника.

Под эндотецием обычно лежит слой или несколько слоев таблитчатых тонкостенных клеток, представляющих собой средние слои стенки микроспорангия. Во время образования микроспор эти слои растягиваются и сжимаются, а у многих растений полностью разрушаются.

Самый внутренний слой стенки микроспорангия — это так называемый выстилающий слой, или *тапетум* (от лат. tapetum — ковер, покрывало). Он состоит из таблитчатых тонкостенных клеток с густой цитоплазмой. Обычно он однорядный, но иногда бывает двурядным или многорядным. Клетки тапетума сначала одноядерные, но позднее они часто становятся двухъядерными или даже многоядерными. Тапетум представляет собой физиологически чрезвычайно активную ткань: его клетки содержат ферменты, гормоны и питательный материал, используемый в процессе микроспорогенеза. Различают два основных типа тапетума — секреторный, или железистый (гландулярный), и амебоидный, или периплазмодиальный. В то время как у секреторного тапетума клетки остаются в первоначальном положении, но в конце концов погибают, амебоидный тапетум характеризуется ранним разрушением клеточных стенок и слиянием их протопластов в многоядерный периплазмодий, который проникает между материнскими клетками микроспор. Имеются некоторые основания считать секреторный тип в эволюционном отношении первичным, а амебоидный — вторичным. В связи с этим интересно отметить, что тапетум дегенерии, некоторых винтеровых, магнолиевых, анноновых, бадьяновых и ряда других примитивных групп цветковых растений секреторный.

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ

Параллельно с дифференциацией клеток стенки микроспорангия происходят события, ведущие к формированию *микроспор*. В результате ряда последовательных митотических

делений из первичных спорогенных клеток образуются микроспороциты, или материнские клетки микроспор. Из каждого микроспороцита в результате мейотического деления образуется тетрада (четверка) гаплоидных микроспор. В начале профазы мейоза вокруг микроспороцитов начинает откладываться толстый слой каллозы — нерастворимого в воде полисахарида, о котором уже шла речь в связи с ситовидными пластинками (с. 13). Каллоза имеет тонкую фибриллярную структуру и пронизана канальцами. По мере образования слоя каллозы в ней формируются широкие цитоплазматические тяжи. Каллозовый слой откладывается не только вокруг каждого микроспороцита, но по окончании мейотических делений он начинает откладываться также вокруг каждой микроспоры. В каллозовой оболочке отдельных микроспор нет плазмодесм и, таким образом, внутри тетрады каждая микроспора физически изолирована. Под защитой прочной каллозы как тетрады, так и отдельные микроспоры не испытывают давления со стороны друг друга, вследствие чего может образоваться спородерма различной формы. Кроме того, каллоза, изолируя микроспоры друг от друга, препятствует слипанию оболочек соседних клеток, благодаря чему тетрады обычно легко распадаются на монады.

При образовании тетрады микроспор клеточные перегородки между ядрами закладываются различными способами. Если каждое деление мейоза сопровождается образованием клеточных перегородок и первоначально образуются две, а затем четыре клетки, то такой тип называется с у к ц е с с и в н ы м или последовательным. Если после первого деления мейоза клеточные перегородки не образуются и все четыре клетки возникают после второго деления одновременно (начиная от периферических борозд по направлению к центру), то такой тип называется с и м у л ь т а н н ы м или одновременным. Сукцессивный тип более всего характерен для однодольных и встречается лишь у немногих двудольных, в то время как симультанный тип обычен для двудольных.

В период между окончанием мейоза и освобождением сестринских спор из каллозовой оболочки протекают процессы формирования спородермы (оболочки микроспор). В тетрадном периоде вокруг протопласта микроспоры прежде всего образуется новая оболочка, названная известным английским ботаником Дж. Хеслоп-Харрисоном (1963) п р и м э к з и н о й (от лат. primus — первый и exter — внешний), т. е. предшественницей экзины. Примэкзина состоит из целлюлозных микрофибрилл. Вскоре после начала образования примэкзины начинают выявляться те области спородермы, где формируются специальные места, служащие для выхода пыльцевой трубки, называемые а п е р т у р а м и (от лат. apertus — открытый). На ранней примэкзиновой стадии часто хорошо видно, что непосредственно под будущей апертурой имеется пластинка эндоплазматической сети, тесно прилегающая к плазмалемме (плазматической мембране), которая, в свою очередь, непосредственно прилегает к каллозе тетрадной оболочки. Было высказано предположение, что пластинка эндоплазматической сети блокирует откладывание в месте образования апертуры целлюлозы. Параллельно с началом формирования апертур протекают также процессы, ведущие к образованию структурных элементов экзины, которые в основном происходят на тетрадной стадии.

Сформировавшиеся микроспоры освобождаются из тетрады в результате быстрого растворения каллозовой оболочки. Это осуществляется при содействии специального фермента каллазы, которая появляется только на короткое время. Высвободившиеся микроспоры быстро увеличиваются в размерах (у лилии в 2,8 раза в течение 24 ч после распада тетрады). Но, как было показано рядом исследователей, в том числе Дж. Хеслоп-Харрисоном (1971), основные структурные особенности э к т э к з и н ы определяются в более раннем тетрадном периоде, и последующие изменения касаются лишь развития уже имеющихся структурных черт. Отсюда делается вывод, что в изолированных микроспорах основные морфогенетические процессы затухают очень скоро после распада тетрады. Но хотя морфогенетическая активность заканчивается, происходит дифференциальный рост, изменяющий пропорции разных элементов эктэкзины. Что касается э н д э к з и н ы, то ее образование начинается или непосредственно перед распадом тетрады, или сразу же после него. Наконец, по данным Дж. Хеслоп-Харрисона (1971) и других исследователей, вскоре после освобождения микроспор из тетрады начинается также развитие и н т и н ы. У лилии, например, интиновый материал наблюдается на плазмалемме, почти начиная с момента развития эндэкзины. При этом у всех изученных с этой точки зрения видов интина формируется сначала вблизи апертур, а затем охватывает всю окружность микроспоры.

В развитии микроспор очень важную роль играют клетки тапетума. Накапливается все больше данных, говорящих о том, что тапетум не только служит питательным материалом, но и принимает участие в формировании экзины.

Морфологическая активность цитоплазмы микроспоры заканчивается к началу деления

ее ядра, когда все пусковые механизмы переключаются на совершенно иные процессы. У большинства тропических растений ядро микроспоры начинает делиться почти сразу же после окончания микроспорогенеза, но у растений умеренного и особенно холодного климата обычно наблюдается перерыв, который длится от нескольких дней до нескольких недель. У некоторых растений, например у березы, микроспора остается в одноядерном состоянии всю зиму. Микроспора, в которой началось деление, тем самым уже перестает быть микроспорой в точном смысле этого слова. От собственно микроспоры остается лишь ее оболочка, а содержимое — это уже двухклеточная или трехклеточная стадия развития мужского гаметофита. Но и сама оболочка микроспоры обычно подвергается тем или иным структурным и биохимическим изменениям, иногда довольно существенным, иногда почти незаметным. Поэтому в палинологии цветковых растений термин «спородерма» применяется главным образом или даже исключительно к оболочке пыльцевых зерен.

ОБОЛОЧКА ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

Как читателю уже известно из вводной главы предыдущего тома «Жизни растений», спородерма состоит из двух главных слоев — э к з и н ы и и н т и н ы (рис. 23). Строение этих двух слоев, так же как и их толщина, является важным признаком, характеризующим пыльцевые зерна разных растений.

Интина представляет собой внутренний слой оболочки пыльцевого зерна. Она облегает его содержимое и служит материалом, образующим пыльцевую трубку. Ее химический состав неоднороден: наружный слой образован преимущественно пектином, в состав же внутреннего входят главным образом целлюлоза и пектин. Имеются также белки, наибольшая концентрация которых наблюдается под апертурами. Интина легко разрушается под действием кислот и щелочей и в ископаемом состоянии не сохраняется. У многих ветроопыляемых растений верхний слой интины под апертурами образует своеобразные подушечки, известные под названием онкусов. Интина имеется у пыльцевых зерен всех цветковых растений.

Экзина — это внешний слой оболочки пыльцевого зерна. Благодаря основному ее компоненту — спорополленину (о котором уже была речь в предыдущем томе) — экзина характеризуется необычайной стойкостью: в отличие от интины она не растворяется в кислотах и щелочах, выдерживает температуру до 300 °С и сохраняется миллионы лет в геологических отложениях.

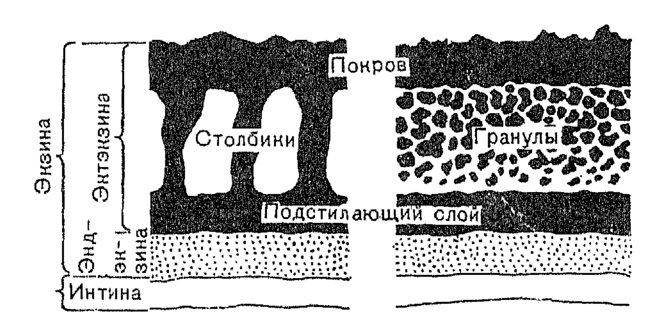


Рис. 23. Схема строения оболочки пыльцевых зерен с двумя типами эктэкзины (столбиковой и гранулярной).

Экзина состоит из двух основных слоев — э к т э к з и н ы и э н д э к з и н ы, к которым у многих растений прибавляется средний слой — м е з э к з и н а.

Эктэкзина (ectexina, от греч. ektos — вне, снаружи), или внешняя экзина, представляет собой наиболее устойчивую часть экзины и отличается исключительным разнообразием строения. У цветковых растений различают 3 основных типа эктэкзины: 1) столбиковую, или колумеллятную (ее называют также бакулатной), 2) гранулярную и 3) гомогенную.

Столбиковая эктэкзина очень широко распространена у цветковых растений и встречается почти исключительно только у них. По мнению известного французского палинолога Мадлен Ван Кампо (1971), наличие ясно выраженных столбиков, или колумелл (от лат. columella — столбик, колонка), является одной из главных особенностей пыльцевых зерен цветковых растений, отличающих их от пыльцы голосеменных. Обычно столбики как бы прикрыты сверху крышеобразным покровом, который в палинологии обозначается специальным термином «тектум» (от лат. tectum — кровля, крыша, навес), или покров, реже эктэкзина беспокровная (интектатная). Столбики бывают многих типов и часто достигают большого усложнения, многократно разветвляясь в верхней части. Они возвышаются на сплошном нижнем слое, называемом подстилающим слоем.

Гораздо менее характерна для цветковых растений гранулярная эктэкзина. Она бывает с тектумом или чаще без него, с подстилающим слоем или без него.

Очень редко встречается гомогенная эктэкзина, характерная для некоторых примитивных родов, как дегенерия и др.

Наряду со структурой эктэкзины, т. е. ее внутренним строением, очень важен также характер скульптированности ее поверхности, или короче, скульптура. В зависимости от расположения скульптурных элементов различаются многочисленные типы скульптуры. Многие скульптурные элементы настолько малы (мень-

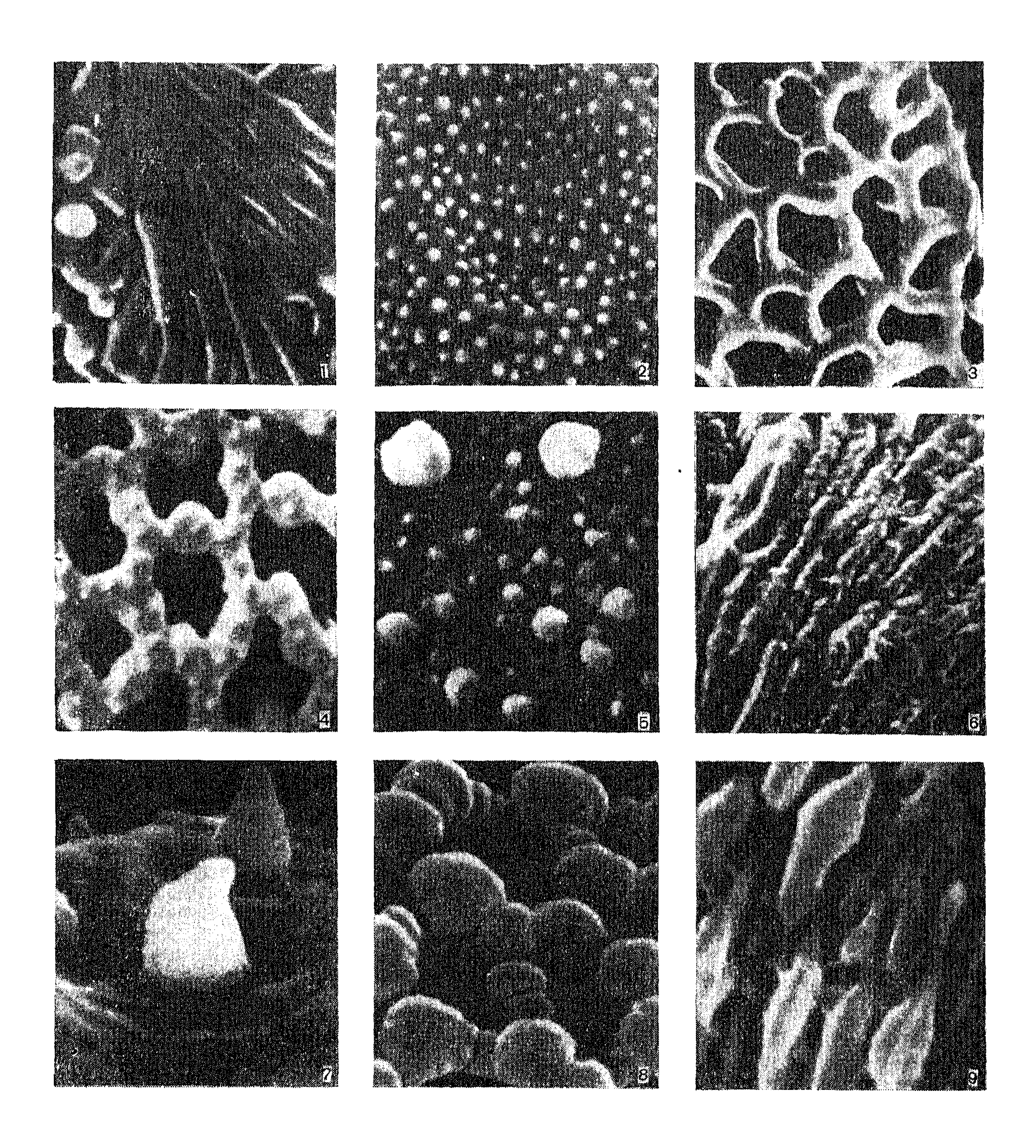


Рис. 24. Скульптура экзины пыльцевых зерен некоторых цветковых растений под сканирующим электронным микроскопом:

1 — морщинистая у купальницы китайской (Trollius chinensis, увел. 12 600); *2* — мелко-остробугорчатая у нотофагуса клиффортиевидного (Nothofagus cliffortioides, увел. 3000); *3* — гладкосетчатая у морозника абхазского (Helleborus abchasicus, увел. 10 000); *4* — сетчато-бугорчатая у гедиосмума ветвистого (Hedyosmum racemosum, увел. 10 000); *5* — разнобугорчатая у скополии тангутской (Scopolia tangutica, увел. 6500); *6* — струйчатая у розы коричной (Rosa cinnamomea, увел. 6000); *7* — крупношиповатая у лапагерии розовой (Lapageria rosea, увел. 6000); *8* — сетчато-крупнобугорчатая у лилии Кессельринга (Lilium kesselringianum, увел. 5000); *9* — струйчато-бугорчато-дырчатая у скополии китайской (Scopolia sinensis, увел. 6500).

ше 0,1 мкм), что могут быть обнаружены только с помощью электронного микроскопа (рис. 24).

Эндэкзина (endexina, от греч. endon — внутри), или внутренняя экзина, обычно гораздо тоньше эктэкзины, часто очень тонкая и нередко даже отсутствует. Как и эктэкзина, она устойчива к действию кислот и щелочей, но в отличие от нее не окрашивается основным фуксином. В то время как эктэкзина состоит в основном из радиальных структурных элементов, структура эндэкзины пластинчатая (ламеллятная), зернистая (гранулярная) или часто гомогенная. Эндэкзина лилий имеет 1 или 2 пластинки (ламеллы), тогда как у пыльцевых зерен сложноцветных пластинок много и эндэкзина достигает значительной толщины. У пыльцевых зерен некоторых лютиковых и маковых в эндэкзине имеются полости, а у вересковых она снабжена снизу довольно глубокими канавками.

Как правило, в экзине пыльцевого зерна имеются эластичные, гибкие, чаще тонкие или даже перфорированные места, служащие для выхода пыльцевой трубки,— апертуры. Строение апертур, их число и расположение на поверхности пыльцевого зерна являются важнейшими признаками при установлении морфологических типов пыльцы.

Апертуры бывают простые (борозды, щели, поры и др.) и сложные, у которых борозды, поры и прочие образования обладают дополнительной апертурой. Простые апертуры особенно характерны для пыльцы однодольных растений, а также для некоторых примитивных групп двудольных. Среди однодольных наиболее широко распространены однобороздные и однопоровые пыльцевые зерна, реже встречаются многопоровые. У пыльцевых зерен некоторых однодольных, например пальм, имеются трехлучевые борозды. У двудольных встречаются как сложные, так и простые апертуры. Простые апертуры двудольных представлены дистальными бороздами (одной или реже двумя), особенно характерными для дегенерии, магнолиевых, нимфейных и других примитивных групп. Поровые апертуры двудольных, обычно в числе трех, расположены по экватору пыльцевых зерен. Такие апертуры характерны для березовых, ильмовых, крапивных, маковых, ореховых и др. У двудольных часто встречается руговый (от лат. ruga — морщина, складка), или бороздковый, тип апертуры (в литературе известный также под названием рассеянно-многобороздного), а также многопоровый тип. Но особенно характерны для двудольных три сложные меридиональные борозды.

Дистальные апертуры всегда простые, но апертуры, пересекающие экватор или рассеянные по поверхности пыльцевого зерна, могут быть как простыми, так и сложными. Сложные апертуры, будь то борозды, руги или поры, обладают дополнительной апертурой, которая в специальной литературе называется орой (ora, от лат. os, oris — рот, уста). Она представляет собой утончение в эндэкзине или даже ее отсутствие. Термин «ора» введен в палинологию для того, чтобы отличать ору от собственно поры, которая может представлять собой простую апертуру. Интересно, что у некоторых растений борозда может иметь две оры (диоратные борозды).

Пыльца часто бывает собрана в диады (шейхцерия), тетрады (рогоз), поллиады (мимозовые), поллинии (орхидные). Отдельные пыльцевые зерна поллиниев орхидей склеиваются висцином.

Укреплению тетрад или сцеплению отдельных пыльцевых зерен способствуют также висциновые нити, прикрепленные к проксимальному полюсу зерен или вблизи него. Длина нити достигает 1500 мкм. Висциновые нити характерны для пыльцы немногих семейств насекомоопыляемых растений: вересковых, кипрейных, протейных, некоторых нимфейных.

ЭВОЛЮЦИЯ ОБОЛОЧКИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

В настоящее время накопилось достаточно данных, позволяющих нарисовать общую картину эволюции оболочки пыльцевых зерен цветковых растений. Прежде всего совершенно очевидно, что наиболее примитивные типы спородермы цветковых растений имеют одну дистальную борозду. Ведь лодочковидная спородерма с одной полярной бороздой — это единственный тип спородермы, встречающийся как у цветковых, так и голосеменных. Наиболее вероятно, что цветковые растения унаследовали его от гипотетических голосеменных предков. Среди однодольных этот тип борозды преобладает, но среди двудольных он встречается лишь у относительно немногих и притом сравнительно примитивных групп, прежде всего он характерен для порядка магнолиевых. Но уже в пределах пыльцевых зерен с однобороздной апертурой происходят важные эволюционные изменения, особенно в эктэкзине оболочки. Прежде всего усложняется скульптура ее поверхности. В то время как у наиболее примитивных зерен поверхность эктэкзины еще почти не скульптированная, а иногда даже совершенно гладкая, как, например, у неоднократно упоминавшейся дегенерии, большинство однобороздных пыльцевых зерен характеризуются той или иной степенью скульптированности. Правда, в некоторых линиях эволюции однодольных скульптированность вновь теряется и эктэкзина

становится гладкой, но это уже вторичное явление.

В процессе эволюции однобороздной спородермы происходят также очень важные изменения в самой структуре эктэкзины. У некоторых наиболее примитивных семейств двудольных, как дегенериевые, эвпоматиевые, магнолиевые, анноновые, гимантандровые и нимфейные, эктэкзина еще более или менее гомогенная и лишена сколько-нибудь ясно выраженных столбиков, или колумелл (бесколумеллыная). Однако в процессе эволюции гомогенная эктэкзина заменяется конструктивно более рациональной эктэкзиной, в которой более экономно и более эффективно использован спорополлениновый строительный материал. Это столбиковая, или колумеллятная, пыльца. Правда, в некоторых линиях эволюции в связи с общей редукцией экзины колумеллы исчезают, но это уже вторичный процесс, который находит объяснение в специфических условиях опыления.

В процессе эволюции дистальная борозда подвергается различным модификациям. В некоторых группах, как, например, в семействе лавровых, происходит постепенная редукция борозды и в результате у большинства его представителей мы наблюдаем безапертурную (инапертурную) спородерму. Интина у лавровых сильно утолщена, а экзина превращена в нежную прозрачную пленку, вследствие чего функция апертуры фактически выполняется всей поверхностью спородермы. Безапертурные пыльцевые зерна имеются также у многих однодольных, например у аспидистры, лапагерии, филезии, сассапарилы, многих представителей порядка имбирных (Zingiberales), ряда аронниковых и многих водных однодольных. У водных однодольных это осуществилось в результате утончения и, наконец, полного исчезновения экзины, связанного с тем, что пыльца переносится у них водой. Так, у целого ряда представителей семейства водокрасовых, таких, как род телорез (Stratiotes), борозда исчезла, хотя у валлиснерии (Vallisneria) еще сохранилась редуцированная борозда. Очень хорошо выражена редукция экзины и связанное с этим исчезновение борозды в порядке наядовых (Najadales). Кульминацией этой тенденции является нитевидная пыльца морских однодольных, совершенно лишенная экзины. Почти полная редукция экзины характерна также для водоопыляемого рода роголистник из порядка нимфейных.

У многих специализированных, главным образом ветроопыляемых однодольных мы наблюдаем другую тенденцию в эволюции дистальной борозды. Здесь она не исчезает, как у гидрофильных растений, а лишь укорачивается и более или менее уменьшается в размерах, превращаясь в дистальную пору. Такие дистально-поровые пыльцевые зерна характерны, например, для флагеллярневых, рестиевых, центролепидовых, злаков, рясковых, панданowых и др.

У некоторых однодольных дистальная борозда приобретает форму трехлучевой (редко четырехлучевой) апертуры. Она встречается, например, у дианеллы (Dianella), новозеландского льна (Phormium), арнокрипума (Arnocrinum), некоторых пальм. Этот своеобразный тип дистальной апертуры возник, несомненно, из обычной дистальной борозды. Это доказывается, в частности, тем, что у некоторых пальм, так же как у рода одонтостомум (Odontostomum) из семейства текофилейных (Tecophilaeaceae), пыльцевые зерна с трехлучевой апертурой встречаются вместе с однобороздными.

Наконец, в некоторых линиях эволюции возникает спородерма с двумя или даже несколькими дистальными апертурами. Это произошло как у двудольных, так и у однодольных. Например, у примитивного рода эвпоматия (Eupomatia), у некоторых монимиевых, у родов каликантус, гиднора, понтедерия, ряда представителей диоскорейных и у некоторых аронниковых пыльцевые зерна с двумя дистальными бороздами, причем у некоторых монимиевых, диоскорейных, аронниковых и других пыльцевые зерна бывают также с тремя, а в некоторых случаях, как у ряда аронниковых, даже с четырьмя бороздами. При увеличении числа дистальных борозд их расположение обычно не ограничивается полярной областью, но более или менее смещается в сторону экватора.

Дистальная апертура у пыльцевых зерен однодольных подвергается целому ряду других изменений, но мы не имеем возможности останавливаться на этом подробно. Отметим, однако, такие производные типы, как, например, 3—4-поровые пыльцевые зерна у видов рода антуриум (Anthurium, семейство аронниковые) и австралийского рода трибонантес (Tribonanthes, семейство Haemodoraceae). В порядке частуховых (Alismatales) из дистально-однобороздной спородермы, которая во всей этой группе сохранилась только у сусака, возникла поровая спородерма с глобальным расположением пор. При этом пыльцевые зерна представителей семейства лимнохарисовых 3—4-поровые, в то время как у частуховых число пор варьирует от 2 (у Caldesia) до 30 (у Damasonium).

Иные направления эволюции спородермы мы наблюдаем у двудольных. Уже на очень низких уровнях эволюции двудольных из пыльцевых зерен с дистальной бороздой типа магнолиевых возникает пыльца с тремя мери-

диональными бороздами, т. е. с бороздами, пересекающими экватор зерна под прямым углом. Настоящие меридионально-трехбороздные пыльцевые зерна встречаются только у двудольных, характеризуя большинство семейств. У более примитивных пыльцевых зерен этого типа борозды еще простые, т. е. не имеют оры. Такие пыльцевые зерна характерны для троходендрона, тетрацентрона, лотоса, большинства лютиковых, барбарисовых, маковых, представителей гамамелисовых, платана и ряда других семейств и родов. Трехбороздные пыльцевые зерна с сложными (оровыми) бороздами, называемые в специальной литературе трехбороздноооровыми или трикольпоратными (в отличие от трикольпатных), представляют собой следующую стадию эволюции и, как правило, встречаются у более подвинутых групп.

Во многих линиях эволюции из трехбороздных пыльцевых зерен (с простыми или сложными бороздами) возникают четырех-пяти-, шести- и многобороздные зерна. Они встречаются в очень различных семействах, причем сплошь и рядом в одном и том же семействе (например, в семействе маковых) и даже нередко в пределах одного и того же рода имеются также растения с исходным трехбороздным типом. Более специализированные формы многобороздных пыльцевых зерен характеризуются сложными бороздами.

Пыльцевые зерна с меридиональными бороздами в некоторых группах двудольных дали начало зернам с более укороченными бороздами (ругами), ориентированными в разных направлениях и разбросанными по их поверхности (глобальное расположение). Такие рассеяннобороздные, или, как их называют в специальной литературе, полиругатные, пыльцевые зерна очень распространены и встречаются у представителей самых разных семейств. Они имеются, например, у некоторых видов ветреницы, лютика, у ряда представителей семейства маковых, фитолакковых, кактусовых и др. Число руг доходит иногда до 30.

У многих двудольных имеются трехпоровые и многопоровые пыльцевые зерна. Путем укорачивания борозд и превращения их в более или менее округлые поры из меридиональнобороздных пыльцевых зерен произошли меридионально-поровые зерна, и подобным же образом рассеянно-бороздная, или полиругатная, пыльца дала начало рассеянно-многопоровой пыльце с глобальным расположением пор. Конечно, рассеянно-многопоровая пыльца в некоторых линиях эволюции могла произойти и из меридионально-поровой. В любом случае поры бывают простые (поровые) или сложные (пороровые).

Таковы некоторые основные направления эволюции оболочки пыльцевых зерен у цветковых растений. Нет сомнений в том, что они носят строго приспособительный характер, но в очень многих случаях еще не ясно, в чем именно заключается их биологическое значение.

СЕМЯЗАЧАТОК

Строение семязачатков (семяпочек) цветковых растений во многом сходно со строением семязачатков голосеменных. Но в то время как у голосеменных преобладают в общем массивные семязачатки, обычно с толстыми, иногда даже грубыми покровами и со сравнительно большим запасом питательных веществ, у цветковых семязачатки обычно небольшие, часто очень мелкие, в большинстве случаев со слабо развитыми покровами и почти совершенно лишены запасов питательных веществ. Оказавшись в полости завязи, этой своеобразной влажной камере, семязачатки могут формироваться быстро и с минимальной затратой строительного материала, что оказалось исключительно важным биологическим преимуществом. Это обстоятельство особенно подчеркивал известный русский ботаник М. И. Голенкин (1927), который в книге «Победители в борьбе за существование» писал следующее: «Уменьшение затраты питательных и строительных веществ на семяпочки до оплодотворения только и позволило, весьма возможно, покрытосеменным развить необычайную, так сказать, деятельность в деле выработки приспособлений, с одной стороны, для защиты зародышей (в семенах и плодах), с другой — для расселения по поверхности земли. В отношении увеличения количества семян, органов размножения, стоит сравнить покрытосеменные опять-таки с голосеменными, например, какой-нибудь тополь с елью или сосной — у первого буквально неисчислимые количества семян, у вторых очень ограниченные. Про травянистые формы и говорить нечего». Очень хорошо сказано. Действительно, экономия материала, используемого на построение семязачатка, несомненно, позволила цветковым растениям существенно повысить семенную продуктивность, или урожайность. В то же время та же экономия материала привела не только к значительному упрощению семязачатка, но и к более быстрому его формированию, чем у голосеменных.

ФОРМА И ОРИЕНТАЦИЯ СЕМЯЗАЧАТКОВ

Прежде чем перейти к строению семязачатка, рассмотрим его основные морфологические типы (рис. 25), установленные еще французским ботаником Ш. Мирбелем в 1829 г.

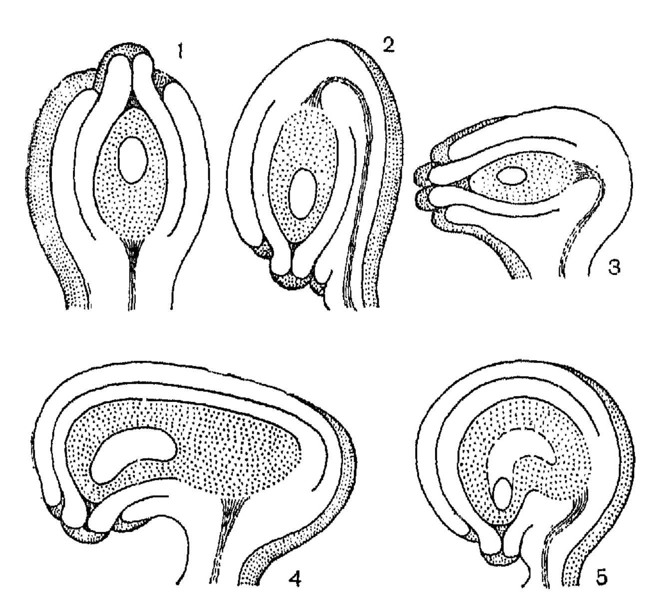


Рис. 25. Различные формы семязачатков:
1 — ортотропный; 2 — анатропный; 3 — гемитропный; 4 — кампилотропный; 5 — амфитропный.

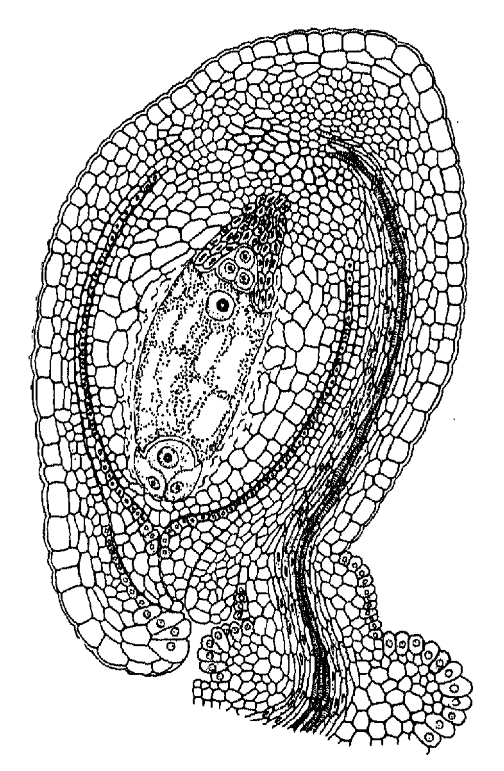


Рис. 26. Анатропный семязачаток смородины золотой (Ribes aureum).

У многих цветковых растений микропиле семязачатка находится на одной оси с семяножкой (фуникулусом) и, таким образом, семязачаток расположен перпендикулярно к плаценте. Такой радиально-симметричный семязачаток был назван ортотропным (от греч. orthos — прямой, правильный и tropos — поворот, направление) или прямым (рис. 25). Нередко его называют атропным (от греч. a — частица отрицания). Ортотропные семязачатки характерны для хлорантовых, савруровых, перцевых, роголистника, платана, мириковых, ореховых, валлиснерии, взморника, рдеста, ксирисовых, эриокауловых, рестиевых и некоторых других родов и семейств.

Гораздо более распространены семязачатки, загнутые вниз (в сторону плаценты) на 180° и приросшие вследствие этого своим боком к удлиненной семяножке. Поэтому микропиле у них обращено к плаценте и расположено рядом с основанием семязачатка. Такие семязачатки называются анатропными (от греч. anatrope — перевернутый, обращенный) или обращенными (рис. 25, 26). Анатропные семязачатки характерны для большинства цветковых, как двудольных, так и однодольных. Известный чешский ботаник Ф. Нетолицкий (1926) пришел к выводу, что анатропный тип является исходным, а ортотропный — производным, что вполне согласуется с современными представлениями.

Наряду с анатропными и ортотропными семязачатками существует еще несколько их «архитектурных» типов, которые, однако, меньше распространены. Следует прежде всего упомянуть гемитропные (от греч. hemi — половина, или, точнее, «полу»), или полуобращенные, семязачатки, повернутые только на 90° по отношению к плаценте. Они характерны, например, для казуарины, некоторых первоцветных, некоторых бурачниковых, губоцветных, пасленовых и норичниковых, мальпигиевых, некоторых лилейных и ряда других растений. Гемитропные семязачатки представляют собой промежуточный тип между анатропными и ортотропными (рис. 25).

В тех случаях, когда семязачаток вследствие более сильного разрастания одной стороны становится изогнутым, он называется кампилотропным (от греч. kampylos — изогнутый) или полусогнутым. В отличие от анатропного и гемитропного типов здесь изогнуты интегумент и даже мегаспорангий (нуцеллус). Этот тип семязачатка характерен для многих представителей порядка гвоздичных, для каперсовых, некоторых бобовых, для филезиевых, некоторых злаков и ряда других групп. В большинстве случаев кампилотропные семязачатки возникают из анатропных, но не

исключено, что иногда они могут возникать и из ортотропных.

В некоторых случаях семязачаток перегибается посередине таким образом, что в продольном разрезе его мегаспорангий имеет подковообразную форму. Это амфитропный (от греч. amphi — оба) семязачаток. Он встречается у лейтнерии, кроссосомы, кисоровых некоторых акантовых и немногих других растений (рис. 25).

Между всеми этими типами имеются промежуточные формы, и поэтому очень часто бывает трудно определить, какой тип семязачатка имеет то или иное растение. Тем не менее выделение этих типов оказалось очень полезным, так как они имеют определенное систематическое значение.

Как это уже давно указывал датский ботаник Й. Э. Варминг (1913), в систематическом отношении важно также, куда загнуты анатропные или кампилотропные семязачатки — к верхушке (в этом случае они называются эпитропными) или ко дну завязи (они носят название апотропных; рис. 27).

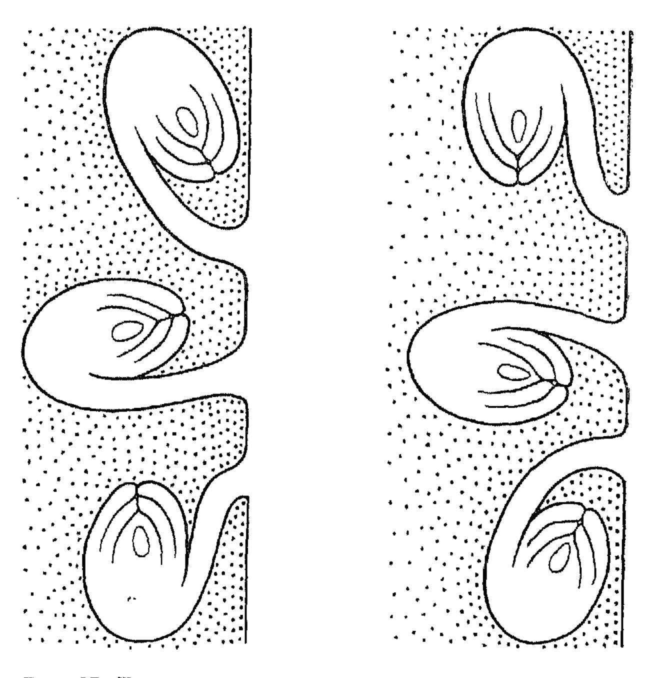


Рис. 27. Типы анатропного семязачатка в зависимости от его поворота в гнезде и от направления фуникулуса: в левом ряду — эпитропные, в правом — апотропные.

СТРОЕНИЕ СЕМЯЗАЧАТКОВ

Основные черты строения семязачатков мы уже рассматривали в предыдущем томе «Жизни растений». Но напомним еще раз, что семязачаток состоит из двух основных частей — мегаспорангия (нуцеллуса) и окружающего его покрова, называемого интегументом. Интегумент не полностью закрывает мегаспорангий, на верхушке семязачатка его края не срастаются полностью и оставляют отверстие в виде канала для внедрения пыльцевых трубок. Это микропиле, или, иначе, семявход. Нижняя часть семязачатка, т. е. место ее перехода в семяножку (фуникулус), называется халазой. Некоторые авторы, в том числе даже такой известный эмбриолог, как индийский ботаник П. Махешвари (1950), весь семязачаток приравнивают к мегаспорангию. Это большая ошибка. Семязачаток — это не только мегаспорангий, это мегаспорангий плюс интегумент.

Читатель может спросить: почему мегаспорангий семязачатка называют нуцеллусом, если известно, что это мегаспорангий? Дело в том, что долгое время это не было известно, пока в 1851 г. великий немецкий ботаник В. Гофмейстер не установил, что образование, давно известное под названием нуцеллуса, представляет собой не что иное, как мегаспорангий. Но, как часто бывает в науке, даже после замечательных исследований Гофмейстера мегаспорангий семенных растений продолжали называть нуцеллусом, а некоторые ботаники, как, например, американский морфолог А. Имс (1961), подвергали сомнению даже само наличие мегаспорангия у цветковых растений.

Однако большинство ботаников справедливо считают, что наличие у цветковых мегаспорангия, правда очень упрощенного и редуцированного, не вызывает сомнений. Ведь в нуцеллусе имеются два необходимых элемента каждого спорангия — спорогенная ткань (обычно крайне редуцированная) и стенка, которая, однако, гистологически сильно упрощена. Совершенно очевидно, что нуцеллус цветковых морфологически вполне соответствует нуцеллусу голосеменных, т. е. они представляют собой гомологичные образования и являются мегаспорангиями.

Как и у голосеменных, мегаспорангий цветковых окружен интегументом. Однако, в то время как у голосеменных имеется лишь один интегумент, который, согласно гипотезе Маргариты Бенсон (1904), произошел из обеспложенного периферического слоя спорангиев, окружавших центральный фертильный спорангий, у подавляющего большинства цветковых имеются два интегумента. В связи с этим различают битегмальные (от лат. bis — дважды и tegmen — покров) семязачатки, т. е. семязачатки с двумя интегументами, и унитегмальные (от лат. unus — один), т. е. семязачатки с одним интегументом.

В разных линиях эволюции цветковых растений из битегмальных семязачатков произошли унитегмальные. Унитегмальные семязачатки характерны для березовых, мириковых, ореховых, вересковых и близких им семейств, кизиловых, аралиевых, зонтичных, для различных семейств двудольных, характеризующихся спайнолепестным венчиком, и для некоторых однодольных. По-видимому, в большинстве случаев унитегмальные семязачатки произошли из битегмальных в результате слияния обоих покровов, но в ряде случаев они возникли вследствие недоразвития внешнего или чаще внутреннего покрова. Так, в семействе раффлезиевых наблюдается редукция внешнего интегумента, а у рода митрастемон (Mitrastemon) он совершенно подавлен и семязачатки унитегмальные. У родственного семейства гидноровых семязачаток постоянно унитегмальный. В то же время у некоторых представителей семейства розовых, таких, как гравилат, земляника, лапчатка и манжетка, унитегмальный семязачаток возник в результате недоразвития внутреннего покрова. В некоторых семействах, таких, как лютиковые, розовые, бобовые, ивовые, пальмы, орхидные и другие, даже близкие роды отличаются числом интегументов. Это показывает, что унитегмальные семязачатки возникли из битегмальных независимо в самых разных ветвях развития цветковых растений.

У некоторых паразитных двудольных покров семязачатка исчезает полностью и мегаспорангий оказывается, таким образом, голым. Такие а т е г м а л ь н ы е (от греч. а — частица отрицания) семязачатки характерны для многих представителей порядка санталовых. У некоторых баланофоровых утрачен не только покров семязачатка, но даже стенка мегаспорангия.

Но откуда появился второй интегумент у битегмальных семязачатков? Этот вопрос оказался одним из наиболее трудных в морфологии растений, и его еще нельзя считать вполне решенным. По всей вероятности, из двух покровов лишь внутренний является настоящим интегументом, соответствующим единственному интегументу голосеменных. Что же касается внешнего интегумента, то скорее всего он имеет другое происхождение. Ряд авторов высказал предположение, что внешний интегумент цветковых растений имеет не спорангиальное, а листовое происхождение. По мнению этих авторов, внешний интегумент произошел из купулы («плюски») семенных папоротников — этих вероятных предков цветковых растений. В видоизмененной форме купула сохранилась и у некоторых примитивных голосеменных. Так, английский палеоботаник Мэри Стоупс (1905) рассматривала наружный мясистый слой семени ныне живущих саговниковых, или саркотесту, как образование, гомологичное купуле типа лагеностомы (Lagenostoma). Но из купулы произошел не только внешний слой покрова семязачатка ряда голосеменных, но, по-видимому, и внешний интегумент цветковых растений. Идея купулярной природы внешнего интегумента цветковых растений была выдвинута независимо французским ботаником А. Госсеном (1946) и английским ботаником Дж. Уолтоном (1953), а сравнительно недавно — американским ботаником Дж. Л. Стеббинсом (1974). Она представляется вполне убедительной.

МЕГАСПОРАНГИЙ И РАЗВИТИЕ МЕГАСПОРЫ

В семязачатках наблюдаются два типа строения мегаспорангия и в соответствии с этим различают два типа семязачатков, названные Ф. Ван Тигемом (1898) к р а с с и н у ц е л л я т н ы м и (от лат. crassus — толстый и nucellus — ядрышко) и т е н у и н у ц е л л я т н ы м и (от лат. tenuis — тонкий). Крассинуцеллятные семязачатки характеризуются относительно мощно развитым мегаспорангием, и поэтому материнская клетка мегаспор (мегаспороцит) отделена от эпидермы мегаспорангия одним или несколькими слоями клеток. У тенуинуцеллятных семязачатков, мегаспорангий которых более редуцирован, материнская клетка мегаспор лежит непосредственно под эпидермой мегаспорангия. Эти два типа не всегда бывают строго разграничены, и между ними известны различные переходы. Первый тип является более примитивным, второй тип возник из первого в результате редукции мегаспорангия. Поэтому крассинуцеллятные семязачатки характерны для относительно более примитивных двудольных и для большинства однодольных, в то время как тенуинуцеллятные семязачатки встречаются у относительно более подвинутых двудольных и лишь у немногих однодольных. Кроме того, крассинуцеллятные семязачатки чаще всего бывают битегмальными, а тенуинуцеллятные, как правило, унитегмальные.

У цветковых растений в мегаспорангии образуется обычно одна материнская клетка мегаспор. Она претерпевает два деления мейоза, в результате чего аналогично появлению тетрады гаплоидных микроспор образуется тетрада гаплоидных мегаспор. Как и при формировании микроспор, появляются каллозовые оболочки, обеспечивающие изоляцию материнской клетки и мегаспор от окружающих клеток.

Мегаспоры тетрады бывают расположены поразному, но чаще всего образуется линейная тетрада, реже — Т-образная и еще реже —

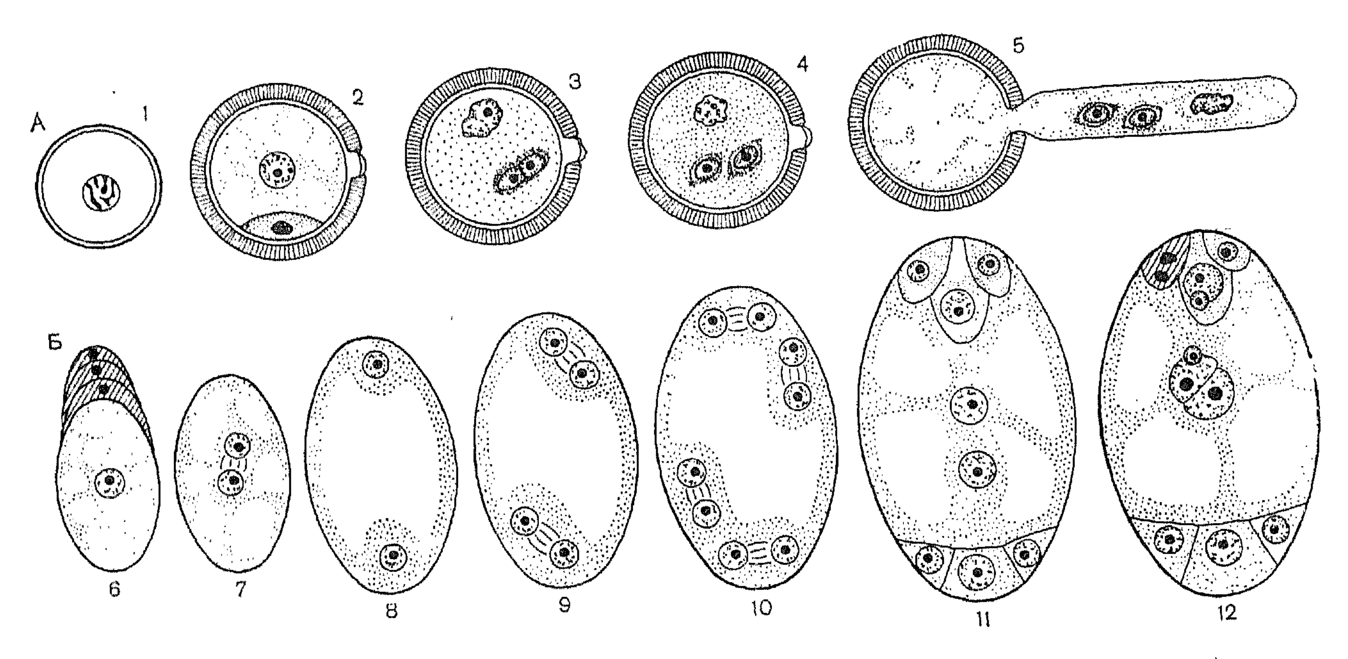


Рис. 28. Схема развития мужского гаметофита (*А*) и женского гаметофита (зародышевого мешка) *Polygonum*-типа (*Б*):

1 — микроспора, или материнская клетка, пыльцевого зерна; *2* — двуклеточное пыльцевое зерно, клетка-трубка и генеративная клетка; *3* — деление генеративной клетки; *4* — трехклеточное пыльцевое зерно (спермии-клетки свободно лежат в цитоплазме клетки-трубки); *5* — прорастание пыльцевого зерна; *6* — мегаспора; *7*—*8* — первое деление ядра мегаспоры; *9* — второе деление, четырехъядерная стадия развития женского гаметофита; *10* — третье деление, восьмиядерная стадия; *11* — зрелый семиклеточный женский гаметофит (в нем различаются яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух синергид, центральная клетка с двумя полярными ядрами и три антиподы); *12* — двойное оплодотворение (слияние спермиев с ядром яйцеклетки и с объединившимися ядрами центральной клетки). Одна из синергид дегенерирует (заштрихована), в ней видны остатки содержимого пыльцевой трубки.

квадратная или тетраэдрическая. У громадного большинства цветковых растений возникают четыре мегаспоры, из которых нижняя (халазальная) и значительно реже верхняя (микропилярная), или промежуточная, увеличиваются в размерах и функционируют как мегаспора, а остальные три отмирают и разрушаются. Очень редко вместо четырех потенциальных мегаспор образуются три, две, а иногда только одна. В последнем случае материнская клетка *мегаспоры становится непосредственно мегаспорой*.

РАЗВИТИЕ МУЖСКОГО И ЖЕНСКОГО ГАМЕТОФИТА

Как уже упоминалось в самом начале этого тома, цветковые растения характеризуются крайним упрощением гаметофита, как женского, так и особенно мужского.

МУЖСКОЙ ГАМЕТОФИТ

Все развитие мужского гаметофита, включая образование мужских гамет, сводится лишь к двум митотическим делениям. Первое из этих делений происходит всегда под защитой оболочки микроспоры, которая превращается в новое образование — пыльцевое зерно. Второе деление совершается в одних случаях в пыльцевом зерне, а в других — лишь позднее, в пыльцевой трубке. В результате зрелые пыльцевые зерна бывают двухклеточными или трехклеточными, причем двухклеточные встречаются значительно чаще, чем трехклеточные, и известны приблизительно у 70% цветковых растений. Еще в 1926 г. известный немецкий эмбриолог растений П. Шюргоф пришел к выводу, что в процессе эволюции трехклеточная пыльца возникла из двухклеточной. *Он справедливо считал*, что прохождение обоих делений внутри пыльцевого зерна, в то время как последнее еще не отделилось от материнского растения, является прогрессивным, так как в этом случае развитие мужского гаметофита происходит под надежной защитой спородермы и более быстро. Действительно, двухклеточная пыльца характерна для многих относительно примитивных групп, в том числе для всех представителей порядков магнолиевых, лавровых, нимфейных, лютиковых, а трехклеточная пыльца встречается чаще у более подвинутых порядков, в том числе у всех сложноцветных и злаков.

Перед началом первого митотического деления ядро микроспоры переходит из центрального положения в периферическое (рис. 28,*А*). В результате деления образуются две, как правило, неравные клетки — маленькая, обычно

пристенная генеративная клетка и большая сильно вакуолизированная клетка-трубка (широко известная также под неудачным названием вегетативной клетки). Генеративная клетка вначале прилегает к оболочке микроспоры (чаще всего против апертуры), но вскоре становится выпуклой, все более и более вдается в клетку-трубку, наконец совсем отделяется от оболочки и полностью погружается в цитоплазму клетки-трубки, где лежит свободно. Генеративная клетка окружена тонкой, прозрачной и легкопроницаемой оболочкой и принимает эллипсоидальную или веретенообразную форму. Создается совершенно уникальная ситуация, когда одна клетка помещается внутри другой. Дальнейшая судьба этих двух клеток глубоко различна. В результате вторичного деления (происходящего внутри оболочки пыльцевого зерна или позднее в пыльцевой трубке) из генеративной клетки образуются две безжгутиковые мужские гаметы — спермии, а клетка-трубка больше не делится и дает начало пыльцевой трубке.

Таким образом, мужской гаметофит цветковых растений достиг наивысшей степени упрощения: он совершенно лишен как проталлиальных клеток, так и антеридия и состоит всего лишь из двух клеток, одна из которых, делясь, образует две очень упрощенные гаметы.

ЖЕНСКИЙ ГАМЕТОФИТ (ЗАРОДЫШЕВЫЙ МЕШОК)

Женский гаметофит цветковых растений обычно называется зародышевым мешком. Возникновение этого названия восходит к тем временам, когда еще не была ясна морфологическая природа чрезвычайно своеобразного женского гаметофита цветковых растений. В настоящее время оба термина употребляют как синонимы.

У большинства цветковых растений (вероятно, не менее чем у 80%) начало женскому гаметофиту дает одна из четырех потенциальных мегаспор тетрады путем трех последовательных митотических делений. Этот тип образования женского гаметофита называется моноспорическим. Его развитие происходит следующим образом (рис. 28,*Б*). В результате первого деления ядра функционирующей мегаспоры образуются два ядра, которые расходятся к полюсам (микропилярному и халазальному) сильно удлиняющейся мегаспоры, а между ними образуется крупная вакуоль. Далее каждое из этих двух ядер делится синхронно еще два раза и в результате у каждого полюса образуются по четыре ядра. Это восьмиядерная стадия развития женского гаметофита. От каждой из двух полярных четверок входит по одному ядру в центральную часть зародышевого мешка. Эти так называемые полярные ядра сближаются в центральной части и сливаются или сразу же, или только перед оплодотворением, а иногда и вовсе не сливаются. В результате слияния полярных ядер образуется ядро центральной клетки женского гаметофита, называемое часто вторичным ядром зародышевого мешка.

В дальнейшем (в процессе последнего митоза) возникают клеточные перегородки и свободноядерная стадия развития женского гаметофита переходит в клеточную стадию. У микропилярного полюса образуются три клетки яйцевого аппарата, у противоположного (халазального) — три клетки, называемые антиподами, а между этими двумя группами клеток — центральная клетка (содержащая два свободных полярных ядра или одно вторичное ядро). Три клетки яйцевого аппарата дифференцируются на одну яйцеклетку и две клетки, называемые синергидами (от греч. synergos — вместе действующие) или вспомогательными клетками. Таково строение так называемого нормального моноспорического женского гаметофита.

Нормальный моноспорический женский гаметофит не производит впечатления окончательно отработанной модели, в которой экономичность достигла такого же предела, как в случае мужского гаметофита. То, что предел здесь не достигнут, доказывается следующим. В процессе эволюции этого основного для цветковых растений типа женского гаметофита возникли зародышевые мешки других типов, образуемые двумя или даже четырьмя мегаспорами. Произошло сокращение митотических делений до двух или одного, а также изменилось распределение ядер. Разные сочетания этих изменений обусловили возникновение нескольких типов женского гаметофита, которые отличаются как числом ядер (4, 8, 16), числом клеточных групп и полярных ядер (1, 2, 4, 7—14), так и числом клеток в группах (например, яйцевой аппарат может состоять из 1, 2, 3, 5 и 7 клеток), а также другими признаками.

Основной особенностью моноспорического типа образования женского гаметофита является последовательное заложение клеточных перегородок при мейотических делениях и образование обособленных мегаспор. Совершенно иной характер имеет мегаспорогенез, предшествующий образованию биспорического (двухспорового) и тетраспорического (четырехспорового) гаметофитов. Изменения в мегаспорогенезе заключаются в подавлении заложения клеточной перегородки при мейотическом делении, вследствие чего вместо тетрад мегаспор возникают

неклеточные образования, называемые ценоцитами (от греч. koinos — общий и kytos — сосуд, клетка), которые и развиваются далее в женские гаметофиты. Здесь возможны два варианта.

В первом случае образование клеточных перегородок подавляется только при втором делении мейоза. Поэтому оба ядра, вошедшие в состав жизнеспособной клетки диады, принимают участие в образовании женского гаметофита. Двухъядерная диада — это ценоцит, продукт слияния (вернее, неразделения) двух потенциальных мегаспор. Поскольку каждый такой ценоцит соответствует по происхождению паре необособившихся мегаспор, его рассматривают как двухспоровый ценоцит, а развивающийся из него женский гаметофит — как биспорический (двуспоровый). Биспорический женский гаметофит наблюдается у лука, пролески (Scilla), ландыша, амариллисовых, частуховых и некоторых других растений. Развитие такого женского гаметофита происходит более сокращенным путем и для образования восьмиядерной стадии требуется всего лишь два митотических деления.

Наконец, у некоторых растений, таких, как, пеперомия, ильм, майник, рябчик, тюльпан, лилия, гусиный лук, плюмбаго, адокса и другие, образование клеточных перегородок подавляется при обоих мейотических делениях. Вся материнская клетка мегаспор превращается здесь в один четырехспоровый ценоцит, или тетраценоспору. Четырехспоровый ценоцит соответствует четырем неразделившимся мегаспорам, почему женские гаметофиты этого типа называются тетраспорическими (четырехспоровыми). Для образования восьмиядерной стадии женского гаметофита требуется лишь одно митотическое деление ядер четырехспорового ценоцита.

Согласно И. Д. Романову, в отличие от моноспорического женского гаметофита, би- и тетраспорические называются ценоспорическими.

Женский гаметофит цветковых растений произошел из более примитивного архегониального женского гаметофита далеких голосеменных предков путем выпадения последних стадий развития, ведущих к формированию архегониев. А у ценоспорических типов происходит, как мы видели, выпадение также начальных стадий. Но в то время как эволюция мужского гаметофита достигла кульминационной стадии и в его развитии полностью выпали все возможные начальные и конечные стадии, с женским гаметофитом эволюционный процесс как бы продолжает экспериментировать. Отсюда значительное число моделей женского гаметофита и путей его формирования, на чем здесь нет, однако, возможности останавливаться.

ОПЫЛЕНИЕ

ТИПЫ И СПОСОБЫ ОПЫЛЕНИЯ

Опыление — необходимое условие для процесса оплодотворения, протекающего в цветке. Пыльца из пыльников так или иначе переносится на рыльце цветка. Различают два типа опыления — самоопыление и перекрестное опыление (ксеногамия) и несколько способов опыления. Если пыльца переносится в пределах данного цветка или данной особи, то в этом случае происходит самоопыление. Различают разные формы самоопыления: автогамию, когда рыльце опыляется пыльцой того же цветка, гейтоногамию (соседственное опыление), когда рыльце опыляется пыльцой других цветков той же особи, и, наконец, клейстогамию, когда самоопыление происходит в закрытых, нераспускающихся цветках. Эти разные формы самоопыления в генетическом отношении вполне равноценны.

Если перенос пыльцы осуществляется *между цветками разных особей*, то в этом случае происходит перекрестное опыление. Перекрестное опыление — основной тип опыления цветковых растений. Он свойствен подавляющему большинству их.

В цветках весьма обычны специальные устройства морфологического и физиологического характера, предотвращающие или по крайней мере ограничивающие самоопыление. Таковы двудомность, дихогамия, самонесовместимость, гетеростилия и др. Однако в них имеются также приспособления к самоопылению, способствующие последнему в том случае, когда перекрестное опыление по каким-либо причинам не произойдет. Иначе говоря, цветок допускает возможность не только перекрестного опыления, но и самоопыления.

Перекрестное опыление осуществляется следующими способами: с помощью насекомых (энтомофилия), птиц (орнитофилия), летучих мышей (хироптерофилия) или агентов неживой природы — ветра (анемофилия) и воды (гидрофилия). В соответствии с этим можно говорить о биотическом и абиотическом опылении.

Перекрестное опыление обусловливает обмен генами и интеграцию мутаций, поддерживает высокий уровень гетерозиготности популяции, определяет единство и целостность вида. Это создает широкое поле для деятельности естественного отбора.

Самоопыление, особенно постоянное, рассматривается как вторичное явление, вызванное крайними условиями среды, неблагоприятными для перекрестного опыления. Оно выполняет

тогда страхующую функцию. Постоянное самоопыление трактуется как тупик эволюционного развития. В этом случае происходит расщепление вида на серию чистых линий и затухание процессов микроэволюции. В этой правильной, но односторонней точке зрения на эволюционное значение самоопыления нашла отражение идея Дарвина, что «природа питает отвращение к постоянному самооплодотворению». Этот афоризм, как указывал сам Ч. Дарвин (1876), будет ошибочным, если исключить из него слово «постоянному». Указав на вредное действие постоянного самоопыления, Дарвин отнюдь не отрицал его значения вообще. В «Автобиографии» (1887) он писал: «Мне следовало решительнее, чем я это сделал, настаивать на существовании многочисленных приспособлений к самоопылению».

Отрицательное значение для эволюции постоянного самоопыления не вызывает сомнений. Однако из работ Дарвина отнюдь не вытекает, что самоопыление всегда имеет отрицательные последствия. По современным представлениям, для прогрессивной эволюции необходимо как свободное скрещивание, так и некоторое ограничение его. Перекрестное опыление повышает уровень гетерозиготности в популяции, а самоопыление, наоборот, вызывает гомозиготизацию ее. Самоопыление влечет за собой в сущности изоляцию новых форм, т. е. обособляет и фиксирует в чистых линиях благоприятные результаты предшествующего перекрестного опыления. В этом и заключается положительное значение для эволюции сочетания в ряду поколений самоопыления и перекрестного опыления.

Обоеполость и энтомофильность цветка представляют первичное явление. В цветках первых покрытосеменных наряду с весьма примитивной энтомофилией, вероятно, осуществлялось также самоопыление. Обоеполость цветка способствовала самоопылению, поскольку приспособления к ограничению его еще не были развиты.

Разделение полов в цветке ограничивает или вполне исключает самоопыление. Оно привело к образованию разных половых типов цветковых растений.

РАЗДЕЛЕНИЕ ПОЛОВ КАК ПРИСПОСОБЛЕНИЕ К ПЕРЕКРЕСТНОМУ ОПЫЛЕНИЮ

Двудомность (мужские и женские цветки распределены в популяции на разных особях), по современным представлениям, у цветковых растений вторична. Это надежное средство предотвращения самоопыления. Эффективность такого механизма оплачивается дорогой ценой, поскольку половина популяции двудомных растений не дает семян. Примером двудомных растений могут служить ивы, тополя, осина, облепиха, конопля, спаржа, крапива двудомная, некоторые виды щавелей и многие другие.

Однодомность (женские и мужские цветки находятся на одной особи) встречается как у насекомоопыляемых, так и у ветроопыляемых растений, но чаще у последних. Примером однодомных растений могут служить представители тыквенных (огурцы, тыква, арбуз), кукуруза, большинство осок, многие древесные породы (дуб, бук, береза, лещина, грецкий орех и др.). Однодомность устраняет автогамию, но не предохраняет от равноценной ей гейтоногамии.

Иногда при внешней морфологической обоеполости цветки функционируют как однополые. В качестве примера могут служить кажущиеся обоеполыми цветки степных растений песчанки длиннолистной (Arenaria longifolia), качима высочайшего (Gypsophila altissima), жабрицы Ледебура (Seseli ledebourii) (рис. 29). У одних особей в цветках наблюдается редукция тычинок, и тогда они выступают как женские; у других (функционально мужских) отмечается дегенерация семязачатков. Такие цветки занимают как бы промежуточное положение между истинно обоеполыми и однополыми цветками. В этом следует усматривать тенденцию к разделению полов у некоторых цветковых растений.

У цветковых растений встречаются также следующие типы распределения полов: андромоноэция — мужские и обоеполые цветки на одной и той же особи (многие зонтичные), гиномоноэция — женские и обоеполые цветки на одной и той же особи (многие сложноцветные), андродиэция — мужские и обоеполые цветки на разных особях (Polygonum bistorta, Veratrum lobelianum), гинодиэция — женские и обоеполые цветки на разных особях (многие губоцветные, гвоздичные и др.), триэция (трехдомность) — обоеполые, женские и мужские цветки на разных особях (некоторые виды мыльнянки и смолевки из гвоздичных). Иногда наблюдается сочетание гиномоноэции и гинодиэции (многие губоцветные), андромоноэции и андродиэции (гравилат) в популяции одного вида.

Несколько слов следует сказать о гинодиэции (женской двудомности), довольно широко распространенной в природе. Она отмечена у будры плющевидной, душицы обыкновенной, многих видов шалфея, чабреца, гвоздик, звездчаток, смолевок, синяка обыкновенного, герани луговой и лесной, короставника обыкновенного и др. У гинодиэцичных видов наблюдается половой диморфизм — обоеполые формы имеют

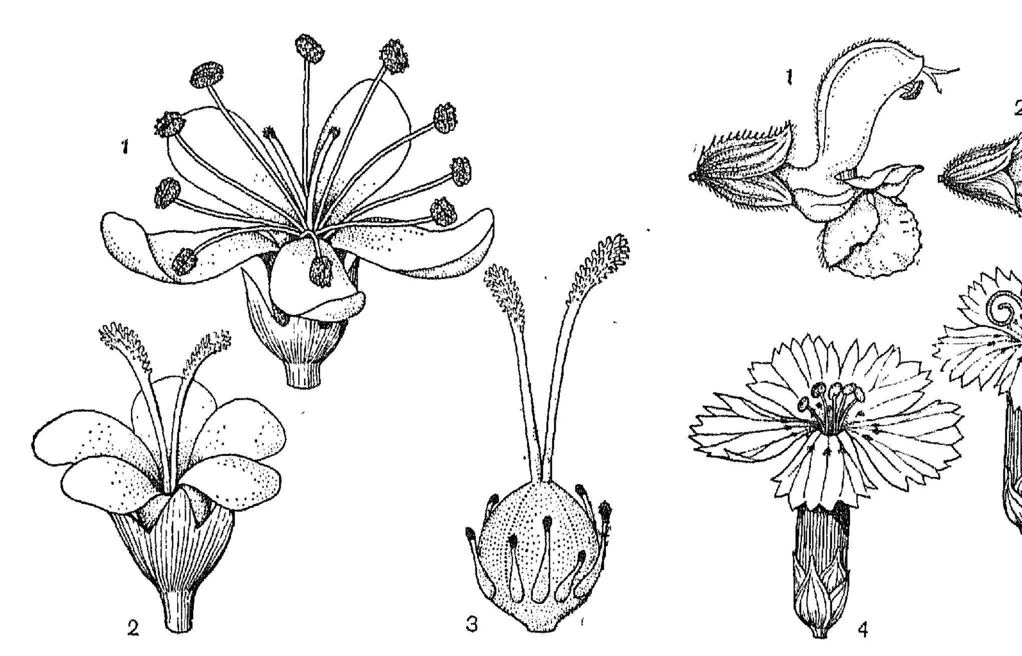


Рис. 29. Цветки переходного типа у качима высочайшего (Gypsophila altissima):

1 — морфологически обоеполый, но функционально мужской цветок (не образующий плодов); *2* — морфологически обоеполый, но функционально женский цветок; *3* — он же, без околоцветника (видны редуцированные тычинки).

Рис. 30. Женская двудомность (гинодиэция).

Шалфей степной (Salvia stepposa): *1* — обоеполый цветок; *2* — женский цветок; *3* — он же в разрезе (видны редуцированные тычинки). Гвоздика разноцветная (Dianthus versicolor): *4* — обое- полый цветок; *5* — женский цветок; *6* — он же в разрезе (видны редуцированные тычинки).

более крупные венчики цветков, нежели женские (рис. 30). Пропорция женских особей в популяции гинодиэцичных растений колеблется у разных видов в очень широких пределах (от десятых долей процента до 60% и более), но у каждого вида она довольно определенна и устойчива. Приспособительное значение гинодиэции заключается, вероятно, в устранении самоопыления у женских форм и, как считал Дарвин, в большой их плодовитости.

ДРУГИЕ СПОСОБЫ ОГРАНИЧЕНИЯ И ПРЕДОТВРАЩЕНИЯ САМООПЫЛЕНИЯ

Дихогамия — это функциональная раздельнополость. Она вызвана разновременным созреванием и экспонированием пыльцы и рыльца в цветках, вследствие чего последние выступают то в мужской (пыльниковой), то в женской (рыльцевой) фазе. Дихогамия проявляется в форме протандрии (при более раннем созревании пыльцы) или протогинии (при более раннем созревании рылец). Одновременное созревание пыльцы и рылец в цветке носит название гомогамии.

Дихогамия обычно рассматривается как приспособление к перекрестному опылению и как средство предотвращения самоопыления. Это традиционное представление о дихогамии нуждается в уточнении. Дихогамия необязательно исключает самоопыление. Нередко в конце цветения возможна автогамия, если по каким-либо причинам перекрестное опыление не осуществилось. Кроме того, самоопыление в форме гейтоногамии возможно у большинства дихогамных растений еще и потому, что на них имеются многочисленные цветки, находящиеся в разных фазах развития. Поэтому значение дихогамии следует усматривать в том, что она более или менее ограничивает самоопыление, способствуя тем самым перекрестному опылению. Такое сочетание перекрестного опыления и самоопыления играет, как уже говорилось, положительную роль в эволюции.

Протандрия встречается чаще, чем протогиния. Она более соответствует нормальной последовательности в развитии частей цветка. Протандрия хорошо выражена у зонтичных, сложноцветных, колокольчиковых, гвоздичных, ворсянковых, губоцветных и многих других семейств (рис. 31, табл. 1).

У колокольчиков пыльники вскрываются еще в бутоне. Пыльца муфточкой окружает столбик, удерживаясь на волосках, покрывающих его. Опорожненные и подсохшие пыльники видны на дне венчика. Лопасти рыльца в этот момент еще вполне сомкнуты. Примерно сутки спустя после распускания цветка расходятся лопасти рыльца и становится возможным опыление их чужой пыльцой, принесенной на-

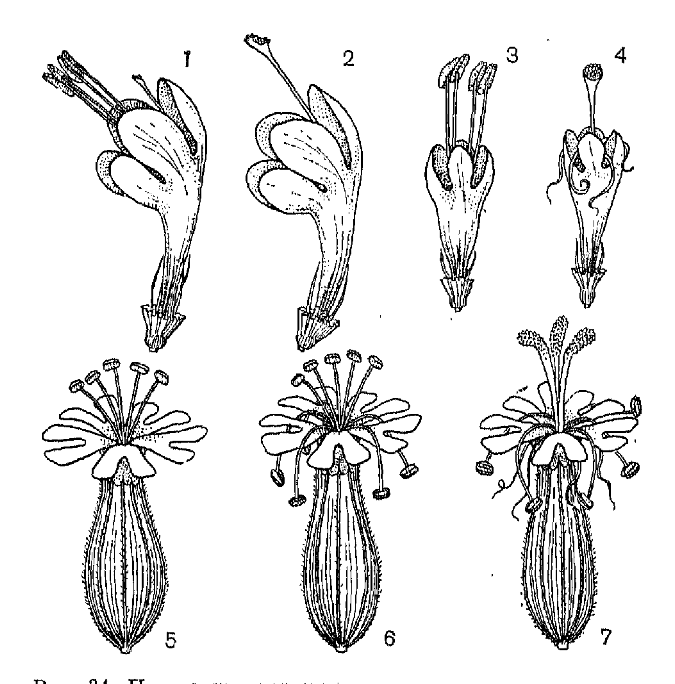


Рис. 31. Примеры протандрии.

Скабиоза бледно-желтая (Scabiosa ochroleuca): *1* — краевой цветок в тычиночной стадии; *2* — он же в рыльцевой стадии; *3* — срединный цветок в тычиночной стадии; *4* — он же в рыльцевой стадии. *Смолевка вильчатая* (Silene dichotoma): *5* — цветок в тычиночной стадии первого дня цветения, *6* — он же в тычиночной стадии второго дня цветения, *7* — он же в рыльцевой стадии третьего дня цветения (все тычинки *увяли*).

секомыми. Но под конец цветения возможна и автогамия, благодаря тому что лопасти рыльца, закручиваясь спирально вниз, касаются воспринимающей поверхностью столбика, сохранившего собственную пыльцу.

У смолевок (Silene multiflora, S. chlorantha и др.) автогамия исключена. Они цветут и опыляются ночью. Цветки распускаются в 18—19 ч, а утром закрываются. В первый вечер при распускании цветка экспонируются пять тычинок, во второй вечер — следующие пять тычинок, увядающих к утру, наконец, ночью на третьи сутки выдвигаются рыльца. Таким образом, пыльниковая и рыльцевая фазы в цветках смолевок разделены, но гейтоногамия возможна, поскольку на особях могут встретиться цветки в разных фазах развития.

У зонтичных и ворсянковых протандрия является весьма действенным средством предотвращения самоопыления.

У зонтичных протандрия строга, безупречна и охватывает не только отдельные сложные зонтики, но и всю особь в целом. У большинства видов зонтичных это достигается благодаря строгой очередности в цветении зонтиков разного порядка и полной согласованности (синхронности) его у зонтиков данного порядка. Вследствие этого каждая особь последовательно несколько раз выступает то в пыльниковой, то в рыльцевой фазе, причем эти фазы резко разграничены и, как правило, не налегают друг на друга. В качестве примера может служить порезник средний (Libanotis intermedia). Этот тип протандрии (тип Libanotis) с многократной сменой тычиночной и рыльцевой фаз очень обычен у зонтичных. Значительно реже у них встречается другой тип протандрии (тип Peucedanum), характеризующийся однократной сменой фаз у всех одновременно и согласованно цветущих зонтиков особи, независимо от того, к какому порядку они принадлежат. Такая протандрия известна пока у горичника Любименко (Peucedanum lubimenkoanum).

Резкая протандрия всего соцветия, последовательная и одновременная смена фаз в цветении соцветий разных порядков свойственна и некоторым ворсянковым: короставнику полевому (Knautia arvensis), скабиозе бледно-желтой (Scabiosa ochroleuca) и др. У зонтичных и ворсянковых в результате этого невозможна автогамия и гейтоногамия, неизбежным является перекрестное опыление.

Протогиния хорошо выражена у крестоцветных, розовых, барбарисовых, жимолостных и т. д. Во многих случаях разница во времени созревания рыльца и пыльцы столь незначительна, что наличие протогинии кажется сомнительным. Более резко выражена протогиния у ветроопыляемых растений, причем не только у обоеполых, но и у однодомных и двудомных растений. Так обстоит дело у ситниковых, осоковых, злаковых, полыней, подорожников (рис. 32). У ситников популяция вида вступает в рыльцевую фазу с вечера предшествующего дня, а на следующее утро переходит в тычиночную фазу, причем рассеивание пыльцы ограничено 2—3 ч (рис. 33). У однодомных осок рыльцевая фаза предваряет пыльниковую на 1—6, а у подорожников на 4—6 суток.

В подобных случаях роль протогинии заключается в том, что заблаговременная экспозиция рылец представляет подготовку к очень быстротечному опылению ветром во время кратких суточных периодов рассеивания пыльцы. Ту же функцию выполняет протогиния у некоторых пустынных маревых.

Наиболее действенным средством предотвращения самоопыления, безусловно, является самонесовместимость. Она выражается в отсутствии прорастания пыльцы на рыльце или в прекращении роста пыльцевых трубок в столбике при самоопылении. Самонесовместимость у покрытосеменных распространена более широко, нежели двудомность. По сравнению с последней она обеспечивает более высокую семенную продуктивность, поскольку в этом случае каждый цветок может дать семена, а у двудомных растений — только половина цветков. Кроме

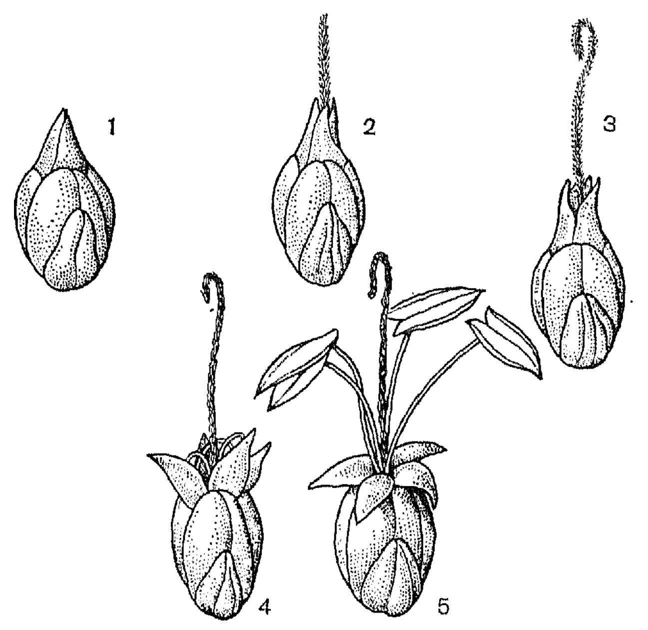


Рис. 32. Протогиния у подорожника Корнута (Plantago cornutii):

1 — цветок в стадии бутона; *2* — появление рыльца; *3* — увядание рыльца; *4* — раскрывание цветка и начало выдвижения тычинок при уже увядшем рыльце; *5* — тычиночная стадия цветка.

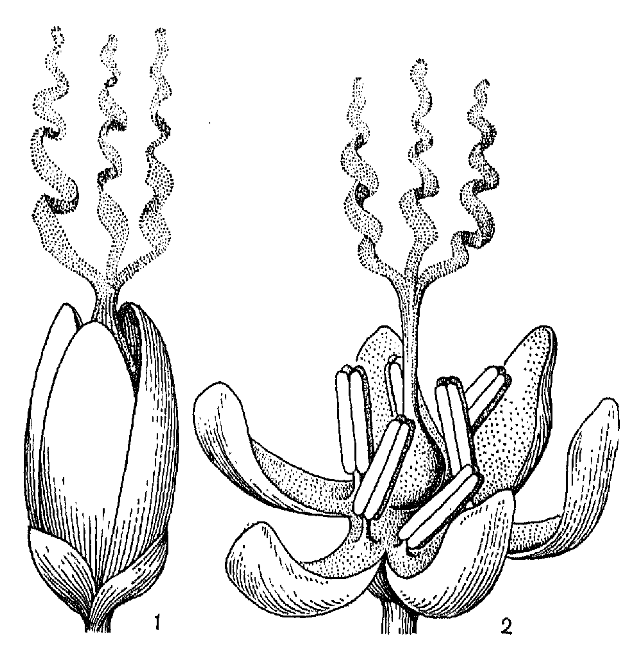


Рис. 33. Протогиния у ситника Жерарда (Juncus gerardii):

1 — цветок в рыльцевой фазе вечером (протогиния); *2* — раскрывшийся цветок утром в момент опыления.

того, самонесовместимость обеспечивает максимальную экономию женских гамет, так как возможность появления неудачных комбинаций гамет предупреждается до оплодотворения. Самонесовместимость регулируется генетическими механизмами. Различают гомоморфную и гетероморфную самонесовместимость. Гомоморфная самонесовместимость наиболее распространена в природе: она зарегистрирована примерно у 10 000 видов покрытосеменных из 78 семейств. Самонесовместимость в этом случае не сопровождается морфологическими различиями в строении цветка. Если самонесовместимость сочетается с разностолбчатостью (гетеростилией), то тогда ее называют гетероморфной.

Явление гетеростилии состоит в том, что у вида имеются две или три формы цветков, находящиеся на разных особях и различающиеся по длине столбиков и расположению тычинок (диморфные и триморфные растения). У диморфных первоцветов (Primula) длинностолбчатая форма имеет цветки с длинным столбиком, рыльце которого находится в зеве венчика, а тычинки — ниже, в глубине венчика. У короткостолбчатой формы обратное расположение столбиков и пыльников (рис. 34). Формы гетеростильных растений различаются и по другим признакам. Так, короткостолбчатые цветки характеризуются по сравнению с длинностолбчатыми более крупной пыльцой и более мелкими сосочками рыльца. Самоопыление у той и другой формы, а также переопыление между особями одного морфологического типа дает ничтожное количество семян (самонесовместимость), тогда как переопыление между растениями с разной длиной столбика высокоэффективно. Примером диморфных (дистильных) видов могут служить медуница, первоцвет, гречиха, кермек и др.

У триморфного гетеростильного дербенника иволистного (Lythrum salicaria) имеются коротко-, средне- и длинностолбчатые цветки, распределенные по разным особям. Тычинки в цветке каждой формы соответствуют по длине столбикам цветков двух других форм. Оплодотворение оказывается наиболее эффективным при опылении рыльца каждой формы цветка пыльцой тычинок соответственной длины из двух других форм цветка, как это было показано еще Ч. Дарвином (рис. 35).

Гетероморфная самонесовместимость встречается редко. Она известна у 56 родов из 23 семейств. Особенно она распространена у мареновых (Rubiaceae), среди которых насчитывается 155 гетеростильных видов.

БИОТИЧЕСКОЕ ОПЫЛЕНИЕ

Энтомофилия. Насекомые сыграли выдающуюся роль не только в эволюции цветка, но и в его происхождении. Первичные покрытосеменные, очевидно, имели обоеполые энтомо-

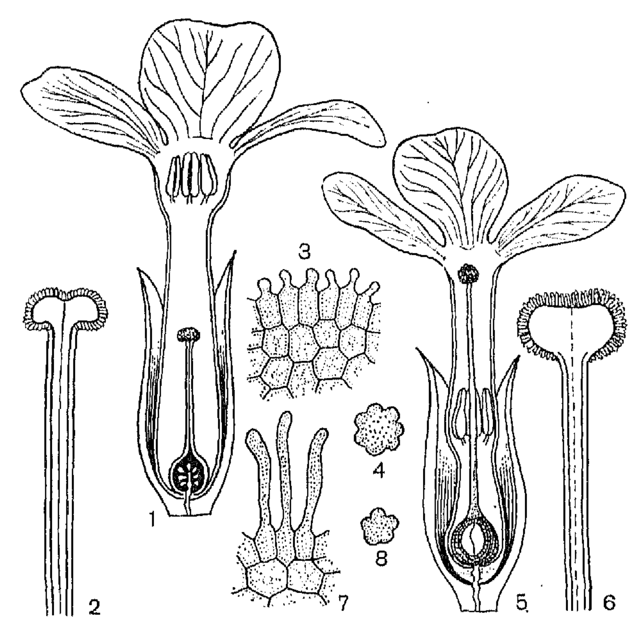


Рис. 34. Гетеростилия у примулы (Primula sp.):
1—4 — короткостолбчатая форма (*1* — вид цветка в разрезе; *2* — короткий столбик с сосочковидной поверхностью рыльца при малом увеличении; *3* — то же при большом увеличении; *4* — пыльцевое зерно); *5—8* — длинностолбчатая форма (*5* — вид цветка в разрезе; *6* — длинный столбик с сосочковидной поверхностью рыльца при малом увеличении; *7* — то же при большом увеличении; *8* — пыльцевое зерно).

фильные цветки. Обоеполость цветка явилась предпосылкой для автогамии. Раздельнополость и способность к ветроопылению у покрытосеменных имеют вторичное происхождение.

Первичные цветковые растения, видимо, не были узкоспециализированы по способу опыления, и энтомофилия у них была довольно примитивной. Вполне возможно, что наряду с насекомоопылением некоторую роль играло и ветроопыление и даже самоопыление. Примитивные цветковые растения еще не обладают способностью к выделению нектара, и приманкой для насекомых служит исключительно пыльца. Перелом в развитии энтомофилии был связан с появлением нектарников и с выделением нектара в цветках. Нектар явился дополнительным к пыльце пищевым ресурсом, привлекавшим насекомых к цветку. Появление нектара вызвало коренное изменение состава опылителей. Если первоначальными опылителями были, вероятно, только жуки, то теперь большую роль в опылении стали играть высшие перепончатокрылые, двукрылые и чешуекрылые. Этот перелом в развитии энтомофилии подготовил быстрое возвышение цветковых растений в середине мелового периода.

Хорошо известно, что насекомые посещают цветки для сбора пищи (пыльцы и нектара). Но иногда играют роль другие причины — поиски убежища, отложение яиц в цветке, сбор строительного материала и даже имитация удовлетворения полового инстинкта.

П ы л ь ц а является важнейшим источником пищи, которую насекомые находят в цветке. Она содержит белки, жиры, углеводы, зольные элементы, ферменты и витамины и является высокоценным питательным материалом. Поэтому насекомые собирают пыльцу не только энтомофильных, но и анемофильных растений (орешник, злаки, подорожники и т. д.), однако при этом они не принимают участия в их опылении. Следует, однако, заметить, что в качестве пищи пыльца энтомофильных растений представляет определенные преимущества — она более богата жирами и белками.

Цветки, привлекающие насекомых пыльцой, образуют огромное количество пыльцевых зерен (ветреница, мак, шиповник, зверобой и др.; табл. 1). Мак и пион по размеру пыльцевой продукции превосходят многие анемофильные растения.

У многих растений существует определенный дневной ритм в выделении пыльцы. Вскрытие пыльников и экспонирование пыльцы происходит либо в течение всего дня, либо в определенные сроки (утром, после полудня, в первую половину дня и т. д.).

У энтомофильных растений пыльца относительно долговечна, но вода губительна для пыльцы. Известны разнообразные средства защиты ее от дождя и росы. Из них следует упомянуть ориентацию колокольчатых, бокальчатых и чашевидных цветков открытым зевом венчика вниз. Такая ориентация у некоторых растений бывает постоянной и сохраняется на все время, пока пыльца нуждается в защите (черника, брусника, ландыш, спаржа, наперстянка, одноцветка, колокольчики); у других растений изгибание цветоножек и поникание цветков совершается периодически, перед дождем, в пасмурную погоду или ночью (адонис весенний, ветреницы, звездчатка злаковидная). Такую же функцию защиты пыльцы играет закрывание цветков перед дождем, на ночь и в пасмурную погоду у горечавок, некоторых колокольчиков, кувшинок.

Н е к т а р является важнейшим источником пищи для всех посетителей цветков. Он выделяется особыми экскреторными железами — нектарниками.

Нектар представляет собой водный раствор сахаров — фруктозы, глюкозы, сахарозы, мальтозы и др. Концентрация сахаров в нектаре зависит от вида растения и условий среды. Она достигает 70% и более (у конского каштана 74,5%, у липы 72%, у душицы обыкновенной 60%, а у софоры японской даже 80%). Обычно содержание сахаров в нектаре колеблется в пределах 30—50%, причем оно меняется в течение

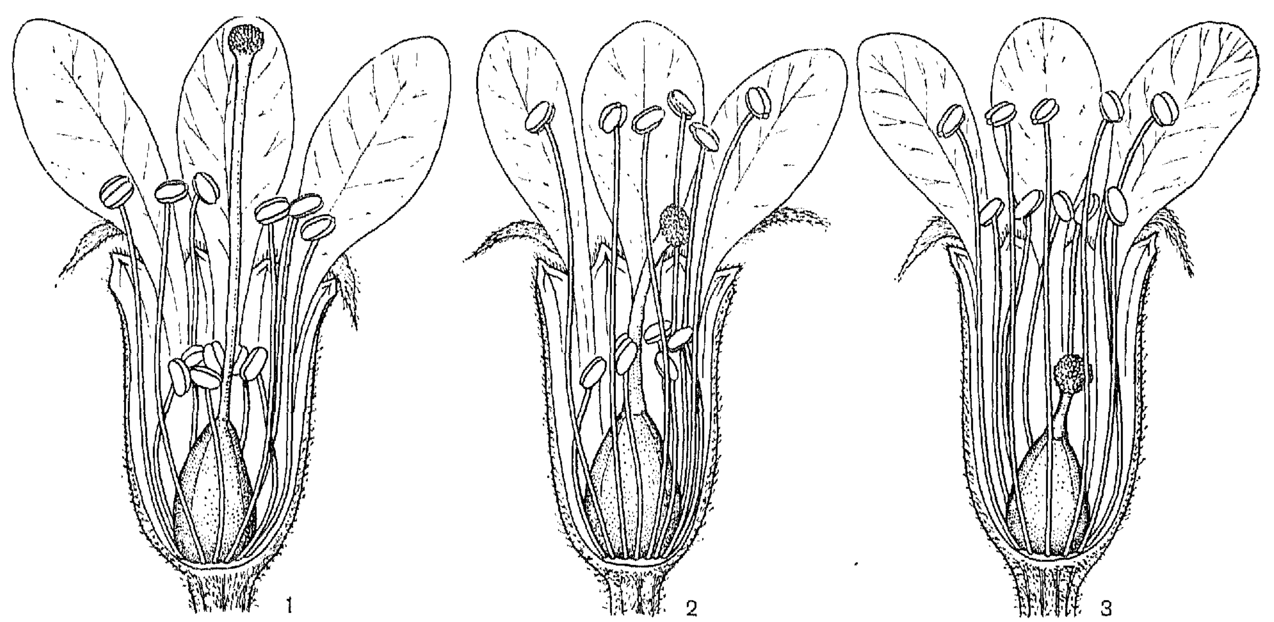


Рис. 35. Гетеростилия у дербенника иволистного (Lythrum salicaria):
1 — длинностолбчатая форма; *2* — среднестолбчатая форма; *3* — короткостолбчатая форма.

дия. Жидкий, а также высококонцентрированный нектар пчелы избегают, тогда как птицы-опылители в тропиках предпочитают водянистый нектар.

У различных цветковых растений, опыляемых насекомыми, птицами и летучими мышами, в состав нектара в меньших или в значительно меньших количествах могут входить также другие органические вещества, а именно: аминокислоты, белки, органические кислоты, витамины, алкалоиды, гликозиды и т. д.

В исследованиях последних лет, сообщенных недавно (в 1975 г.) в работе Герберта и Ирен Бейкеров, интересны попытки установить функциональное значение каждой из названных групп веществ нектара и определить их место в ходе сопряженной эволюции цветковых растений и их опылителей.

По составу сахаров, которые, несомненно, являются основным для опылителей пищевым (углеводным) компонентом нектара, изученные в этом плане энтомофильные растения разделяются на две группы. Преобладающее содержание в нектаре сахарозы по сравнению с глюкозой и фруктозой свойственно цветкам более примитивного строения, обратное соотношение — более специализированным цветкам с глубоко спрятанным нектаром.

Из аминокислот, которые наряду с сахарами могут служить источником питания для опылителей, в этом случае как исходный материал для синтеза белков в нектаре чаще других встречаются аспарагиновая и глютаминовая кислоты, серин, глицин и аланин (у некоторых видов в нектаре присутствует до 13 различных аминокислот). Концентрация аминокислот в целом увеличивается от более примитивных цветков с открытым положением нектара к цветкам растений из подвинутых групп с нектаром, скрытым в глубине цветка, от древесных растений к травянистым, от обладателей актиноморфных цветков к видам с цветками зигоморфными, от раздельнолепестных к спайнолепестным.

Содержание белков в нектаре, достаточно высокое, чтобы служить существенным источником питания для опылителей, отмечено лишь у немногих растений (у вереска обыкновенного, гречихи). Чаще белки присутствуют в нектаре лишь в незначительных количествах и являются ферментами, т. е. веществами, определяющими ход тех или иных химических превращений.

Аскорбиновая кислота (витамин С) — витамин, наиболее часто присутствующий в нектарах, по-видимому, функционирует как антиоксидант, т. е. вещество, препятствующее окислению других органических соединений.

Алкалоиды и гликозиды, токсичные для тех или других групп насекомых, присутствуют в нектаре специализированных растений, приспособленных к опылению лишь определенным опылителем. Их наличие в составе нектара может рассматриваться как выработанное в ходе эволюции средство отпугивания нежелательных посетителей цветков.

Наконец, исследованиями Герберта и Ирен Бейкеров недавно показано, что в нектаре ряда растений (представителей 40 семейств, в том числе жакаранды из бигнониевых, трихоцереуса из кактусовых, толокнянки обыкновенной,

вахты трехлистной, лютика ползучего и многих других) в небольшом количестве содержатся жирные масла, которые в дополнение к сахарам могут служить источником энергии, необходимой для полета опылителей.

Выделение нектара представляет весьма динамичный процесс. Оно зависит от времени дня, возраста и стадии развития цветка, условий освещения, температуры, влажности воздуха и почвы и других экологических условий, причем проявляется эта зависимость у разных видов неоднозначно. Особый интерес представляет зависимость нектаровыделения от стадий развития цветка. Наиболее интенсивное выделение нектара связано, по-видимому, с фазой зрелого рыльца.

Суточная динамика выделения нектара неодинакова у разных видов. Согласно исследованиям Н. Н. Карташовой (1965), наиболее интенсивно нектар выделяется утром (липа, яснотка белая, душица обыкновенная), но у некоторых видов — днем (фацелия), под вечер (синюха голубая, дербенник иволистный) или имеется утренний и вечерний максимумы выделения нектара (клевер луговой, мышиный горошек, чина луговая и др.).

Нектаропродуктивность цветков весьма различна. В тропиках очень богаты нектаром цветки, опыляемые птицами и летучими мышами. У представителей нашей флоры огромное количество нектара обнаружено у княжика сибирского (Atragene sibirica) — до 90 мг и гвоздики пышной (Dianthus superbus) — до 44 мг в одном цветке.

Форма и расположение цветковых нектарников весьма разнообразны. Они возникли независимо в разных филетических линиях покрытосеменных. Нектарники встречаются на разных органах цветка — на чашелистиках, лепестках, цветоложе, тычиночных нитях, на наружной поверхности плодолистиков. Иногда они скрыты в шпорцах, представляющих модифицированные чашелистики (у настурции) или лепестки (у борца, водосбора и живокости). Хорошо известны нектарные ямки (кармашки) у основания лепестков лютиков. Функции нектарников выполняют расширенные основания тычиночных нитей (у гвоздичных). У спайнолепестных двудольных нектарники нередко имеют вид кольца, окаймляющего верхнюю завязь (у норичниковых, бурачниковых, губоцветных). В цветках с нижней завязью они имеют вид диска, окружающего столбик (у зонтичных, колокольчиковых, сложноцветных).

Недавно Стефан Фогель (1974) установил, что цветки некоторых растений тропиков выделяют в качестве приманки для насекомых-опылителей жирные масла. Нектарники в таких цветках отсутствуют. Жирные масла выделяются в них особыми желёзками — элайофорами, образованными подушечками железистых волосков или 1—2-слойным железистым эпителием. Опыление производится одиночными пчелами-антофоридами. Самки их собирают масло в чистом виде или в смеси с пыльцой и переносят его на волосках своего тела. Пыльца как добавочный продукт добывается из тех же «масляных» цветков или из особых пыльцевых цветков. Масло, обычно в смеси с пыльцой (в виде кашицы), пчелы откладывают в подземные выводковые ячейки как корм для личинок. Для собственного пропитания пчелы сосут нектар из нормальных нектароносных цветков. В настоящее время известно примерно 1260 видов с масловыделяющими цветками. Они принадлежат к 5 семействам (мальпигиевые, крамериевые, норичниковые, касатиковые, орхидные) и распространены в тропиках Нового Света по обе стороны экватора до 41° северной и южной широты.

В качестве пищи для насекомых могут служить также питательные волоски и ткани (у тропических орхидей, у коровяка).

Для привлечения опылителей служат, помимо пищи, также о к р а с к а и з а п а х цветка, форма его имеет лишь небольшое значение.

Заметность цветков определяется их окраской и цветовым контрастом с окружающей зеленью. Окрашены бывают листочки простого околоцветника, чашелистики, лепестки, тычинки, верхушечные листья и прицветники. Окраска цветков представляет полную цветовую гамму от длинноволновых лучей красного цвета до коротковолновых — ультрафиолетовых лучей, не воспринимаемых человеческим глазом, но воспринимаемых пчелами. Она обусловлена различными пигментами — флавоноидами (антоцианами и флавонами), каротиноидами, антофеином, бетацианинами.

Антоцианы растворены в клеточном соке, но иногда могут выпадать в клетках в форме кристаллов. Они очень распространены у растений. Большинство окрасок цветков можно приписать им. В зависимости от реакции клеточного сока антоцианы вызывают красную окраску (в кислом растворе), синюю (в слабо щелочном растворе), фиолетовую (в нейтральном растворе). Желтая окраска цветков зависит от присутствия флавонов, их производных и каротиноидов. Последние определяют, например, желтую окраску цветков лютиков, купальницы, калужницы, чистотела, донника лекарственного, зверобоя продырявленного, подсолнечника и других растений. Чистые кристаллы каротина обусловливают красную окраску привенчика нарцисса. Производные флавонов (лютеолин и др.) вызывают желтую окраску у жел-

тых анютиных глазок, наперстянок и дрока красильного. Коричневый пигмент антофеин вызывает черные пятна на лепестках конских бобов, бурую окраску нектарников у живокости и венчиков некоторых тропических орхидей. Белая окраска цветков не связана с наличием какого-либо особого пигмента, а обусловлена очень рыхлым строением лепестков вследствие наличия в них множества воздухоносных полостей (межклетников).

Кроме огромного разнообразия окрасок, доступных восприятию человека, цветки имеют еще одну «окраску», которая не воспринимается нами, но хорошо различается пчелами. Речь идет об ультрафиолетовом излучении цветков. Сильное ультрафиолетовое отражение обнаружено у цветков многих растений — дербенника иволистного, ослинника двулетнего, переступня двудомного и др. Очень невзрачные для нас цветки переступня хорошо различаются и интенсивно посещаются пчелами благодаря отражению ультрафиолетовых лучей. Отдельные участки венчика в разной степени отражают ультрафиолетовые лучи, подобно тому как и лепестки в разных частях имеют неодинаковую видимую окраску. Действительно, очень часто цветки имеют пеструю окраску, тот или иной узор или рисунок. На лепестках можно видеть точки, штрихи, линии, пятна разной величины и окраски и т. д. Такие знаки или метки рассматривались еще в конце XVIII в. одним из предшественников Ч. Дарвина — Христианом Конрадом Шпренгелем как указатели нектара у нектаровыделяющих цветков или как указатели пыльцы у безнектарных пыльцевых цветков. Примеры этого можно найти почти в любом цветке самой различной окраски, от интенсивно красной до ультрафиолетовой. Эти видимые (цветные) или невидимые (ультрафиолетовые) метки, образующие тот или иной рисунок на цветке, указывают кратчайший путь к нектару. По меткому выражению Чарлза Даддингтона, они являются как бы вывесками ресторана, в который приглашаются опылители. Таковы, например, красный привенчик у нарцисса настоящего, желтое кольцо в голубом цветке незабудки, темно-желтые пятна у основания лепестков примул, фиолетовые штрихи на лепестках герани, темно-желтое пятно на нижней губе льнянки, крапинки (точки) на внутренней стороне нижней губы наперстянки пурпуровой и т. д. Подобные же, но невидимые для нашего глаза, однако видимые насекомыми (пчелиными) ультрафиолетовые метки имеются у очень многих цветков, например у герани луговой, переступня двудомного, турнепса и др. Выяснилось также, что эти указатели нектара различаются не только по цвету, но также по запаху, о чем будет сказано несколько ниже.

У некоторых цветков наблюдается изменение окраски в течение жизни. Наиболее известным примером в этом отношении является медуница (Pulmonaria obscura, P. mollissima), у которой цветки при распускании бывают розово-пурпуровыми, а потом становятся синими. У чины весенней (Orobus vernus) цветки сначала красные, а затем зеленовато-синие. Иногда меняется окраска какой-либо части цветка, как, например, у конского каштана, у которого желтое пятно на лепестках становится сначала оранжевым, а потом карминно-красным, причем нектар выделяется только в начальной (желтой) фазе.

Разнообразная окраска цветков, безусловно, имеет приспособительное значение, привлекая насекомых-опылителей. Насекомые обладают способностью различать цвета, но их цветовое зрение, особенно у пчел, отличается рядом особенностей по сравнению с цветовым зрением человека. Главная особенность цветового зрения пчел заключается в их восприимчивости к коротковолновым ультрафиолетовым лучам.

Белые цветки довольно слабо отражают ультрафиолетовые лучи (до 3%) и воспринимаются пчелами как беловато- или сине-зеленые, например у нарцисса, земляники, груши, ветреницы лесной. Белые соцветия маргаритки кажутся пчелам голубовато-зелеными звездочками. Желтые и оранжевые цветки, кажущиеся нам однотонно окрашенными, по-разному отражают ультрафиолетовые лучи, а поэтому окраска их для пчел изменяется от пчелиного желтого до пчелиного пурпурового. Эти цветки отражают ультрафиолет в разной степени — от 2—10 до 20—40%. Таковы подмаренник настоящий (Galium verum), дрок красильный (Genista tinctoria), зверобой продырявленный (Hypericum perforatum), лапчатка гусиная (Potentilla anserina) и адонис весенний (Adonis vernalis). Пчелы отличаются слепотой к красной окраске, поэтому окраску цветков тюльпана, фасоли и мака они воспринимают как «ультрафиолетовую», поскольку такие цветки отражают ультрафиолетовые лучи.

Дневные бабочки обладают цветовым зрением. Среди них можно наметить две группы. Одни из них — белянки (Pieridae) и парусники (Papilionidae) — летят в поисках пищи на красное, желтое и сине-фиолетовое, тогда как другие — нимфалиды (Nymphalidae) и бархатницы (Satyridae) — оказывают предпочтение желтому и голубому. Среди цветков, опыляемых дневными бабочками с длинным хоботком, надо упомянуть прежде всего пурпурно-красные цветки гвоздик. Дневной бражник (Macroglossum stellatarum из семейства Sphingidae) летает днем при полном солнечном освещении и в вечернее время. Он не воспринимает красную

часть спектра, но различает цвета голубой, синий и желтый, в дневные часы посещает также белые цветки мыльнянки (Saponaria officinalis).

Посещение цветков дневным бражником направляется только оптически, без участия запаха. Специальными опытами, проведенными Фрицем Кноллем, было доказано, что желтые пятна на нижней губе цветка льнянки хорошо различаются чисто оптически. Воздействие запаха было исключено, поскольку цветки прикрывались стеклом. Желтые пятна выступают в роли указателей нектара: они прежде всего (в опытах через стекло) ощупывались хоботком.

Цветки, опыляемые ночными бабочками, имеют обычно светлую окраску — белую, бледно-желтую и светло-пурпуровую. Эта светлая окраска, контрастирующая с общим темным фоном, делает цветки более заметными. Светлая окраска цветков сама по себе, без содействия запаха, может управлять полетом таких крупных бабочек, как бражник вьюнковый (Protoparce convolvuli). Эта ночная бабочка обладает хорошим цветовым зрением. Она отличает не только светлую, но и темно-фиолетовую и темно-пурпуровую окраску от темно-серой или черной даже при такой интенсивности освещения, при которой человеческий глаз их уже не может воспринимать.

Цветки, опыляемые ночными бабочками, источают к вечеру или ночью сильный аромат. Это дало повод думать, что запах является для ночных бабочек единственным средством ориентации. Привлекающее действие запаха весьма вероятно, однако этот вопрос еще подлежит исследованию. По-видимому, ночные бабочки ориентируются как оптически, так и по запаху.

Двукрылые посещают цветки ради пыльцы и нектара, используемых ими на месте для собственного пропитания. В качестве посетителей и опылителей наиболее важны цветочные мухи (Syrphidae) и жужжала (Bombylius). Посещаемые ими цветки имеют яркую желтую, синюю и фиолетовую окраску, причем и белая окраска не исключена. У жужжал резко выражено цветовое зрение, и они привлекаются к цветку издали оптически.

В географическом распределении окраски цветков обнаруживаются некоторые закономерности. Обращает внимание обилие в тропиках ярких оранжевых и красных цветков, которые почти отсутствуют в средних и высоких широтах. Это связано, видимо, с тем, что в тропиках большую роль в опылении играют птицы, которые различают красный цвет. В высокогорьях и приполярных областях растения с белыми цветками составляют до 38—40%, тогда как в Средней Европе таких растений около 23%, а в пустынях и сухих областях их еще меньше. Желтые цветки одинаково часты как в пустынях, так и в приполярных странах (32 и 33%). Что касается растений с синими цветками, то они довольно редки в пустынях (в сухих областях) (только 4%) и в приполярных областях (5%). Связь окраски цветков с комплексом факторов отдельных зон еще очень неясна. По-видимому, не следует видеть в окраске цветка только приспособление к определенным опылителям. Высказываются и другие мнения. Допускается возможность, что пигменты цветка представляют приспособление к поглощению солнечного света, в связи с чем окраска цветков может зависеть от климатических условий.

Цветки привлекают насекомых-опылителей не только окраской, но часто также и запахом. Орнитофильные цветки лишены аромата, а у цветков, опыляемых летучими мышами, ощущается кисловатый и затхлый запах. Аромат же энтомофильных цветков очень разнообразен. Различают примерно 500 разных цветочных запахов.

Сравнительно редко цветки и соцветия растений испускают отвратительный трупный запах гниющего мяса или рыбы, разлагающейся мочи и навозной жижи. Такие запахи свойственны початкам аронников (Arum), цветкам южноафриканских стапелий (Stapelia), тропических паразитных раффлезий (Rafflesia), многих видов кирказонов (Aristolochia). Эти цветки опыляются мухами, привлекаемыми запахом падали. К тому же и окраска цветков у раффлезий имитирует разлагающееся мясо.

Более распространены у цветков аминоидные запахи, обусловленные наличием различных аминов (метиламин, диметиламин, триметиламин и т. д.). Такие цветки посещаются настоящими мухами и жуками. Аминоидные запахи свойственны цветкам боярышника, рябины, калины, кизила, барбариса и т. д.

Чаще же всего запахи цветков обусловлены эфирными маслами. Последние представляют смесь веществ, различающихся в химическом и физическом отношении. Наиболее важными из этих веществ, входящих в состав эфирных масел и определяющих запахи цветков, являются различные спирты, альдегиды, кетоны, фенолы, простые и сложные эфиры, терпены и т. д. Запах связан с присутствием в цветке какого-либо одного химически чистого вещества, но большей частью определяется их сложной смесью. Так, запах розы вызывается первичными спиртами — гераниолом, неролом, цитронеллолом, запах ландыша — третичным спиртом линалоолом, запах гиацинта — коричным спиртом, запах фиалки — кетоном пармоном, запах жасмина — сложной смесью веществ — бензилацетатом, линалоолом, индолом, жасмоном и т. д. Ароматические вещества действуют как газы. Они распространяются токами возду-

ха или благодаря диффузии. Источником запаха являются обычно лепестки, но источают пахучие вещества также тычинки, стаминодии и нектарники. Иногда имеются специальные многоклеточные железки, выделяющие эфирные масла со специфическим запахом. У ясенца (Dictamnus) пурпурные желёзки на тычинках выделяют эфирное масло с лимонным запахом.

Упоминавшиеся выше метки или знаки на лепестках в виде пятен, точек, штрихов разной окраски, образующие тот или иной рисунок, воспринимаются насекомыми не только оптически, но и по запаху. Как было сравнительно недавно (1954) установлено немецким ученым Терезой Лекс, они отличаются от основной части лепестков не только по окраске, но и по качеству и интенсивности запаха. Так, у нарцисса настоящего красный привенчик источает более интенсивный и своеобразный запах, чем прочие части цветка, причем запах этот усиливается к основанию привенчика и листочков околоцветника. Медоносные пчелы отличают запах привенчика от запаха околоцветника. Подобное же явление обнаружено у видов первоцвета, настурции, ириса германского, живокости высокой, фиалки трехцветной. У нашего обычного сорного растения льнянки обыкновенной светло-желтые цветки имеют на нижней губе венчика темно-фиолетовое пятно, которое обнаруживает качественно иной, но более слабый запах, чем остальной венчик. У конского каштана (Aesculus hippocastanum), подснежника белоснежного (Galanthus nivalis) цветные метки на лепестках пахнут интенсивнее, чем другие части венчика. У конского каштана одновременно с изменением окраски цветного пятна на лепестках с желтой на красную изменяется и запах. Однако в ряде случаев различие в качестве и интенсивности запаха отдельных частей венчика не сопровождается соответствующими особенностями в их окраске. У вьюнка полевого белые полоски, не заметные на белом венчике, пахнут сильнее и иначе, чем последний. У нектарников запах иной и более интенсивный, чем у других частей цветка.

Запах пыльцы отличается от запаха цветка. Медоносные пчелы их хорошо различают. У протандричных цветков горца змеиного, или раковых шеек (Polygonum bistorta), запах появляется при созревании и вскрытии пыльников в тычиночную фазу и исчезает после ее окончания. Довольно неприятные запахи цветков калины и дерена белого обязаны своим происхождением аминам, содержащимся в пыльце. У омелы мужские цветки пахнут сильнее, чем женские. Источником запаха является выстилающий слой (тапетум) пыльников, реже стаминодии. У ветроопыляемых и орнитофильных цветков запах пыльцы очень слабый. По мнению Отто Порша, запах пыльцы является наиболее древним запахом цветков.

Прежде приписывали большое значение медовому запаху в привлечении насекомых к цветку. Однако чистый нектар лишен собственного запаха, но может поглощать запах других частей цветка. Насекомые до посещения цветка не могут установить, имеется в них нектар или нет. Об этом свидетельствуют безуспешные попытки их высасывать нектар из пыльцевых цветков, лишенных нектара (мак, зверобой, люпин).

В испускании запаха, как и в выделении нектара, наблюдается известная суточная периодичность. Наиболее известным примером в этом отношении являются мыльнянка, смолевки, ослинник, вечерница, петуния, любка двулистная, лилия кудреватая и т. д. У многих из этих растений цветки распускаются к вечеру и открыты ночью — они опыляются ночными бабочками. Наоборот, цветки, которые распускаются днем и опыляются дневными бабочками, пчелами и шмелями, наиболее ароматны в дневное время (клевер, люцерна, яблоня и др.).

Какова сравнительная роль окраски и запаха в привлечении насекомых к цветкам?

Эти факторы действуют совместно, но относительное значение их неодинаково на дальнем и близком расстоянии. Дальнее действие вызывает п р и л е т насекомого-опылителя к цветку, а действие с близкого расстояния влечет за собой п о с е щ е н и е цветка. Прилет к цветку необязательно сопровождается его посещением. Иногда насекомое, подлетев к цветку, не посещает его, а как бы «отворачивается» от него.

Окраска цветков является в большинстве случаев фактором дальнего действия. Насекомые-опылители в прилете к цветку ориентируются чисто оптически. Таковы пчелиные, дневной бражник, бражник вьюнковый, бражник олеандровый (Deilephila nerii), дневные бабочки, жужжала и т. д. Такое оптическое дальнее действие основано преимущественно на цветовом контрасте цветка с окружающей обстановкой.

Запах как фактор дальнего действия, за некоторыми исключениями, о которых будет сказано позднее, не играет существенной роли в прилете насекомых к цветку. Наоборот, он выступает как решающий химический фактор близкого действия, определяющий посещение цветков. Без воздействия запаха на близком расстоянии, в сущности, не происходит никакого или почти никакого посещения цветков. Опыты показали, что запах цветка на близком расстоянии действует сильнее, чем окраска его, как бы перебивая или заглушая действие последней. Таким образом, прилет насекомых

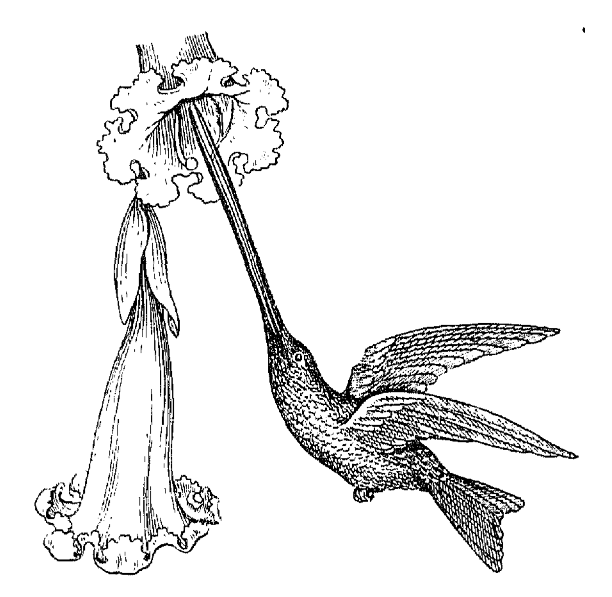


Рис. 36. Орнитофилия.
Перекрестное опыление с помощью колибри.

к цветку и последующее посещение его определяются взаимодействием (игрой) оптического (окраска) и химического (запах) факторов на дальнем и близком расстоянии.

Однако в отдельных случаях запах является важнейшим фактором дальнего действия, вызывая прилет насекомых к цветку. К числу насекомых, ориентирующихся по запаху с дальнего расстояния, принадлежат прежде всего такие, которые разыскивают пищу на экскрементах, падали и навозе и откладывают на них яйца. Сюда относятся многие двукрылые (мухи). Они ориентируются в прилете и посещении цветков трупным запахом (у аронников, раффлезий, стапелий). Бабочки также могут лететь к цветку исключительно по причине воздействия запаха. Так, например, ориентируется бабочка ленточник Камиллы (Limenitis camilla) при посещении цветков крушины и липы. Ночные бабочки также в основном ориентируются по запаху.

Несколько слов следует сказать о привлечении с дальнего расстояния насекомых-опылителей половыми аттрактантами цветков. При этом цветки издают аромат, напоминающий запах самок, привлекающий самцов. Самцы одиночных пчел (Eucera, Andrena, Corytes и др.) посещают цветки разных видов рода офрис (Ophrys) из семейства орхидных и производят на них движения совокупления, как бы пытаясь спариться с «самкой». Запах и форма цветков офрисов, имитируя самок-опылителей и действуя на органы чувств самцов, побуждают их к перелету с цветка на цветок для удовлетворения полового инстинкта. При этом происходит перенос поллиниев этих орхидей и перекрестное опыление. Посещение и опыление цветков офрисов самцами прекращается, как только обнаруживаются самки соответствующего вида, появляющиеся позднее самцов.

По мнению шведского специалиста в области биологии опыления Бертила Кулленберга, цветки офриса источают запахи, имитирующие запахи самок. Эти половые вещества выделены в чистом виде. Будучи помещены под сеткой (в трубочке), они привлекали в опытах Кулленберга самцов андрены с дальнего расстояния.

Подобное же явление сексуальной обусловленности опыления половыми аттрактантами обнаружено у ряда других орхидных (Oncidium, Brassia, Calochilus, Cryptostylis).

Другие виды биотического опыления. Мы уже видели, какую огромную роль в опылении цветковых растений играет многообразный мир насекомых. Другие наземные беспозвоночные подобных биотических связей не выработали. Ранее допускали возможность участия моллюсков (улиток) в опылении некоторых растений. Однако сейчас даже наиболее вероятные случаи так называемой малакофилии (опыления моллюсками), например, у белокрыльника считаются сомнительными. Напротив, из числа позвоночных в опылении растений, несомненно, широкое участие принимают в первую очередь птицы, затем летучие мыши и, очевидно, некоторые нелетающие млекопитающие. Много интересных сведений об этих экзотических способах опыления приводят английские ученые Майкл Проктор и Питер Ио в своей монографии «Опыление цветков» (1973).

Опыление птицами (орнитофилия) особенно характерно для тропиков, но представлено также во внетропических областях южного полушария — в Австралии, Южной Африке и Южной Америке. В северном полушарии только в Северной Америке посещение цветков птицами (несколько видов колибри) установлено в далеко отстоящих от тропиков районах, до Аляски включительно.

Орнитофильными являются такие известные растения, как виды эвкалиптов (Eucalyptus), канн (Canna), акаций (Acacia), фуксий (Fuchsia), алоэ (Aloë), некоторые виды кактусов и многие другие.

Цветки, опыляемые птицами (рис. 36), характеризуются отсутствием запаха, что связано со слабо развитым у птиц обонянием. Зато птицы весьма чувствительны к цвету и, в отличие от насекомых, хорошо различают красную окраску. Птицеопыляемые цветки отличаются ярким привлекающим цветом околоцветника или прицветных листьев, чаще всего красным или оранжевым, реже с синеватым или фиолетовым оттенком. Нередко имеет место контрасти-

рующая пестрота; такая «попугайная» окраска (сочетание зеленой, желтой и алой расцветки) характерна, например, для многих птицеопыляемых бромелиевых.

Нектар у орнитофильных растений водянистый (в нем всего около 5% сахара) и иногда слизистый. При этом он продуцируется в больших количествах. Так, виды рода банксия (Banksia, семейство протейных) образуют столь много нектара, что местные жители австралийцы используют его в пищу.

В разных областях опылителями растений являются птицы, относящиеся к разным семействам,— колибри (Trochilidae) и цветочницы (Coerebidae) в Америке, нектарницы (Nectariniidae), медососы (Meliphagidae) и белоглазки (Zosteropidae) в тропиках Старого Света, цветососовые (Dicaeidae) и попугаи лори (Loriinae) в Австралии и тропической Азии, гавайские цветочницы (Drepanididae) на Гавайских островах.

В строении тела и в повадках всех птиц-опылителей отражена многовековая приспособленность к опыляемым растениям. Мелкие птицы обычно порхают в воздухе (рис. 36), посасывая нектар из цветков, не садясь на них. Благодаря высокой скорости и точности полета и приспособленности многих представителей к посещению всего одного вида растения такие птицы являются весьма эффективными опылителями; некоторые из них могут за день посетить многие тысячи цветков. Другие виды птиц, обычно более крупные, садятся на землю, добывая нектар из цветков и соцветий, расположенных у самой почвы.

Взаимная приспособленность птиц и орнитофильных растений развивалась независимо и параллельно в разных их группах. Так, среди цветковых орнитофильные виды относятся как к классу двудольных (лютиковые, гамамелисовые, миртовые, бобовые, протейные, вересковые, жимолостные, мареновые, геснериевые, норичниковые, губоцветные и др.), так и к классу однодольных (лилейные, амариллисовые, бромелиевые, банановые).

То же можно сказать и об опылении летучими мышами. Хироптерофилия, как называют эту систему опыления, распространена в тропиках, особенно в тропиках Азии и Америки, в меньшей степени Африки, главным образом Западной Африки. Хироптерофильные растения — большей частью деревья (притом нередко высокие) и лианы, реже это кустарники и даже травы. Они относятся ко многим семействам из разных подклассов двудольных, более всего из подклассов Dilleniidae (баобабовые, маркгравиевые, сапотовые и др.), Rosidae (миртовые, бобовые, сонцератиевые) и Asteridae (бигнониевые, геснериевые, синюховые), а также к однодольным (виды банана, агавы). «Услугами» летучих мышей пользуются, в частности, цветки таких широко известных представителей семейства баобабовых, как обитатель африканских саванн баобаб (Adansonia digitata), южноамериканские «шерстяное дерево» (Ceiba pentandra) и бальса (Ochroma lagopus), наконец, азиатский дуриан (Durio zibethinus).

Летучие мыши, в отличие от деятельных днем птиц, посещают и опыляют цветки в темное время суток — в сумерках и ночью. С этим связаны такие особенности цветков хироптерофильных растений, как тусклый зеленовато-желтый, коричневый или фиолетовый цвет и раскрывание цветков вечером, так что их пыльца и нектар становятся доступными для посетителей только с наступлением темноты. Известный голландский ботаник ван дер Пэйл характеризует и другие особенности цветков, опыляемых летучими мышами. Цветки или соцветия здесь обычно крупные, с прочным околоцветником и прочными «посадочными площадками» для опылителей в виде толстых цветоножек, или цветоносов, или, наконец, прилегающих безлистных участков ветвей. В цветках образуется много слизистого нектара и пыльцы. Наконец, они имеют неприятный, затхлый запах, имитирующий запах секреции желез самих летучих мышей, позволяющий последним, по предположению ван дер Пэйла, ориентироваться в стае. При этом неприятный для человека запах цветков привлекает летучих мышей.

В качестве примера хироптерофильного растения можно привести паркию (Parkia clappertoniana) из подсемейства мимозовых семейства бобовых. У этого дерева саванн Западной Африки соцветия представляют собой плотные шаровидные скопления из двух тысяч и более цветков, расположенных на длинных (более 30 см), прочных и гибких цветоносах, обращенных книзу. Как и у других растений, опыляемых летучими мышами (например, у баобаба), соцветия висят далеко от листвы и бывают хорошо заметны для опылителей. Цветки испускают слабый фруктовый запах. Соцветие состоит из фертильных (плодущих) протандричных и мужских (стерильных) цветков. Главная функция стерильных цветков — выделение нектара, который, стекая вниз по соцветию, скапливается в небольшом углублении — кольцевом желобке (рис. 37). Последний располагается на границе между стерильными и плодущими цветками. Каждое соцветие паркии за одну ночь выделяет около 5 мл нектара.

Известны также случаи участия некоторых нелетающих млекопитающих в опылении цветков ряда тропических растений. Недавно, в 1978 г., накопленные в этой области данные обстоятельно проанализированы американски-

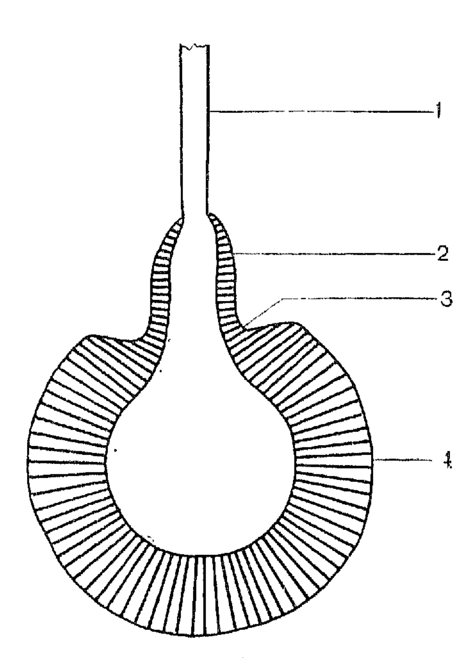


Рис. 37. Схематическое изображение строения соцветия паркии Клаппертона (Parkia clappertoniana):
1 — цветонос; 2 — стерильные цветки, выделяющие нектар; 3 — кольцевой желобок; 4 — плодущие цветки.

Рис. 38. Опыление с помощью нелетающих млекопитающих.
Хоботноголовый кускус (Tarsipes spencerae) на ветви опыляемого растения.

ми учеными — зоологом Робертом Зюсманом и ботаником Питером Рейвеном — в интересной обзорной статье «Опыление лемурами и сумчатыми: архаичная коэволюционная система». В качестве постоянных посетителей и вероятных опылителей ряда древесных растений из миртовых, протейных, сарколеновых и некоторых других семейств авторы приводят представителей таких групп, как мелкие сумчатые в Австралии, грызуны в Австралии и Южной Африке, лемуры на Мадагаскаре.

Хорошим примером такой связи является австралийский хоботноголовый кускус (Tarsipes spencerae), описание и изображение (рис. 38) которого приводятся в VI томе издания «Жизнь животных» (М., 1968). Это мелкое ночное животное из сумчатых замечательно приспособлено к древесному образу жизни и питанию пыльцой и нектаром цветков. Отмечается удивительная аналогия образа жизни этого кускуса и маленьких австралийских же опыляющих растения птиц-медососов. Язык этого проворного зверька, легко перебирающегося с ветки на ветку с помощью цепкого хвоста, представляет собой своеобразную кисточку для сбора пыльцы, а его вытянутая в виде хоботка мордочка приспособлена к втягиванию нектара. Интересно, что, как и птицы-медососы, хоботноголовый кускус совершает миграции, связанные с ходом зацветания древесных растений, на которых он проводит жизнь и получает пищу.

Что касается самих растений, в опылении которых принимают участие нелетающие млекопитающие, то им, по данным указанных выше авторов, свойственны крупные и прочные цветки (или соцветия), относительно небольшое число цветков (или соцветий) на одном растении, сильный аромат и выделение обильного нектара.

Зюсман и Рейвен обосновывают мысль о том, что подобные системы (нелетающие млекопитающие — опыляемые растения) были более широко распространены в третичное время и в наши дни сохранились лишь как реликтовые.

АБИОТИЧЕСКОЕ ОПЫЛЕНИЕ

Анемофилия. Опыление ветром у покрытосеменных вторично. Анемофильные группы их произошли от энтомофильных предков. Анемофилия характеризуется высокой специализацией. Это представление отнюдь не исключает возможность случайного опыления ветром у архаичных форм. У последних, как говорилось, допускается совмещение разных способов опыления. Существовавшее некогда мнение о первичности ветроопыления и примитивности анемофильных покрытосеменных сейчас полностью оставлено.

Анемофилия представляет особую форму адаптации цветковых растений к неблагоприятным условиям, ограничивающим возмож-

ности биотического опыления. В средних и особенно высоких широтах ветер является весьма важным, а иногда даже более надежным агентом опыления, нежели насекомые.

Количественное соотношение энтомофильных и анемофильных родов и видов в мировой флоре цветковых растений не установлено. Ветроопыление указывается рядом исследователей (Куглер, 1970; Фэгри и ван дер Пэйл, 1970) примерно для 21% цветковых растений ФРГ и ГДР. Соответствующие подсчеты недавно были сделаны Эрихом Дауманом и для Чехословакии. Чехословацкая флора характеризуется следующим количественным соотношением родов по способу опыления: энтомофильные роды составляют 74,3%, анемофильные — 17,3%, гидрофильные — 0,5%, переходные типы — 2,8%, сомнительные случаи — 5,1%. Однодольные и двудольные растения весьма различаются в этом отношении. Раздельные подсчеты показали, что пропорция энтомофильных и анемофильных родов у двудольных растений составляет 87 и 4,6%, а у однодольных соответственно 33 и 59%. Высокая пропорция анемофильных родов среди однодольных связана с тем, что во флоре Чехословакии большую роль играют такие крупные анемофильные семейства однодольных, как злаковые и осоковые.

Для правильной оценки относительного значения энтомофилии и анемофилии необходимо учитывать не только количественное соотношение энтомофильных и анемофильных таксонов во флоре, но и их роль в растительных сообществах Земли. По мнению Е. М. Лавренко, большинство видов, доминирующих в растительном покрове внетропической суши, «вверяют перенос своей пыльцы ветру». Господствуя в растительных сообществах на огромных пространствах, они являются подлинными «победителями в борьбе за существование» и выражают наиболее полное приспособление их к современным экологическим условиям внетропических областей, в том числе и к условиям опыления. Таковы, например, злаки в степях, на лугах и в саваннах, различные маревые и полыни в пустынях, карликовые березки в тундре, лесообразующие древесные породы (береза, осина, дуб, граб, орешник) в листопадных лесах, многочисленные виды осок и пушиц на болотах и в тундре и т. д. В Арктике, в степях и пустынях, на болотах, на морских побережьях, в листопадных лесах умеренного климата ранней весной анемофильные растения играют ведущую роль, если не по количеству видов, то по количественному участию их особей в растительных сообществах. Вероятно, так именно обстоит дело и в высокогорьях, хотя, по подсчетам уже упомянутого Куглера, количество анемофильных видов с подъемом в горы уменьшается. Однако в данном случае имеет значение не количество анемофильных видов, а их роль в растительном покрове высокогорий.

В тропической зоне, прежде всего в дождевых тропических лесах, изобилующих животными-опылителями, многие виды растений, в том числе некоторые злаки, опыляемые в умеренном климате ветром, представлены здесь энтомофилами. Мощная завеса листьев, фильтрующая пыльцу, и ежедневные ливневые дожди, вымывающие пыльцу из атмосферы, неблагоприятны для опыления ветром. В дождевых тропических лесах существует даже ярусность в способах опыления: деревья верхних ярусов тяготеют к анемофилии, а в более нижних ярусах возрастает значение энтомофилии. Кроме того, в тропических дождевых лесах необычайно разнообразен состав древесных пород и трудно встретить деревья одного и того же вида, растущие по соседству. Это обстоятельство также неблагоприятно для анемофилии.

Опыление ветром у цветковых растений отнюдь не является возвратом к более примитивному способу опыления, свойственному голосеменным. Анемофилия у цветковых возникла на основе обоеполого энтомофильного цветка. Она представляет особое направление их приспособительной эволюции в условиях недостатка насекомых. Это не возврат к прошлому, а дальнейшее развитие процесса опыления цветковых растений. Стоит только вспомнить, что у анемофильных цветковых растений выработались рыльца с огромной воспринимающей поверхностью, улавливающей пыльцу из воздуха, которых вообще нет у голосеменных. Переход от энтомофилии к анемофилии вызвал глубокую структурную перестройку цветка и соцветия.

Анемофилия характеризуется обычно только с морфологической стороны. Такую анемофилию можно назвать структурной. Для нее характерны следующие признаки: отсутствие или значительная редукция околоцветника, образование множества мелких невзрачных цветков, лишенных окраски, запаха и нектара и собранных в соцветия (сережка, кисть, метелка, колосья); цветки нередко однополые в однодомном или двудомном распределении, часто протогиничны; пыльцы много, она легкая, сыпучая, летучая; экзина тонкая и гладкая, лишенная скульптуры; рыльца относительно долговечны и имеют большую поверхность для улавливания пыльцы из воздуха (рис. 39); количество семязачатков в завязи уменьшено до одного.

Перечисленные признаки структурной анемофилии общеизвестны, хотя не все вполне бесспорны. Некоторые из них (обилие, легкость, летучесть пыльцы) встречают серьезные возражения, о чем будет сказано ниже.

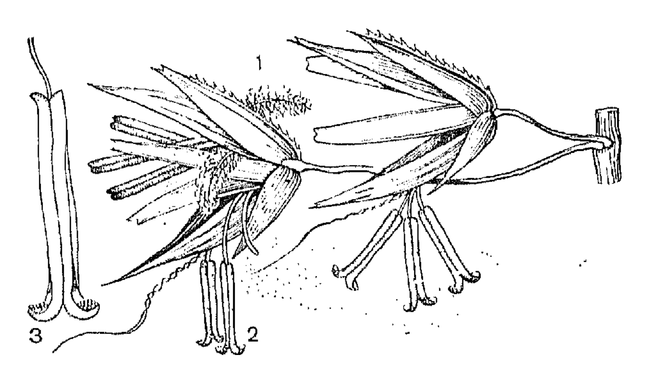


Рис. 39. Ветроопыление у злака райграса высокого (Arrhenatherum elatius):

1 — перистые рыльца; *2* — пыльники на длинных тычиночных нитях; *3* — начало вскрывания пыльников.

У ветроопыляемых растений раздельнополость цветков представляет более частое явление, чем у насекомоопыляемых. В Средней Европе, по данным Куглера, около 99% энтомофильных растений имеют обоеполые цветки, а у анемофильных — 67%. Отсюда следует, что тенденция к разделению полов действительно характеризует анемофилию. Раздельнополость цветков отнюдь не представляет исключительной принадлежности анемофилии. Это явление встречается и у энтомофилов, но гораздо реже. С другой стороны, некоторые типичнейшие анемофилы имеют обоеполые цветки, например злаки. Однако раздельнополость столь часто встречается у анемофильных растений, что ее можно считать характерной чертой анемофилии, для которой она, очевидно, дает какие-то преимущества.

Раздельнополость у анемофилов нередко сочетается с дихогамией, особенно с протогинией. Как уже говорилось, протогинию правильнее рассматривать как приспособление к кратковременному суточному рассеиванию пыльцы, ограниченному немногими часами или даже минутами.

Спорным является вопрос о количестве пыльцы и дальности рассеивания ее у анемофилов. Отнюдь не доказано, что ветроопыляемые растения продуцируют пыльцы (в расчете на одну семяпочку) больше, чем насекомоопыляемые. Нам лишь кажется, что ветроопыляемые растения продуцируют много пыльцы, так как они рассеивают ее вне цветка, в воздухе, в виде облачка. Энтомофилы же не пылят, и мы не видим скопления их пыльцы вне цветка. Раньше было принято считать анемофилию эволюционно более примитивным способом опыления на том основании, что она якобы неэкономна, поскольку много пыльцы (драгоценного материала) рассеивается в воздухе и растрачивается напрасно. Это неверно. Представление об экономичности опыления страдает антропоморфизмом. Пыльца рассеивается в воздухе не напрасно, о чем свидетельствует высокая эффективность перекрестного опыления у злаков. Наконец, у анемофилов имеется своеобразная экономность в рассеивании пыльцы. Она проявляется в суточной ритмике опыления и в наличии взрывчатого и порционного цветения (см. ниже). С другой стороны, у энтомофилов также возможны своя неэкономность и несовершенство в расходовании пыльцы, проявляющиеся как издержки специализации в случае отсутствия соответствующих насекомых-опылителей или несовпадения ареалов растения и его опылителя.

Вопрос о пыльцевой продукции анемофильных и энтомофильных растений исследован немецким ученым Францем Полем. Оказалось, что не существует принципиального различия между ветроопыляемыми и насекомоопыляемыми растениями по количеству продуцируемой пыльцы. Разные виды продуцировали то большее, то меньшее количество пыльцы на одну семяпочку, независимо от того, были ли они анемофилами или энтомофилами. Например, анемофильная рожь образует пыльцы на один семязачаток меньше (52 310), чем энтомофильные конский каштан, клен явор, груша (соответственно 451 543, 94 078 и 60 778), но больше, чем энтомофильная липа мелколистная (43 500). В свою очередь, последняя продуцирует больше пыльцы, чем такие типичнейшие анемофилы, как кукуруза (14 636) и береза (6734). Таким образом, представление о более высокой пыльцевой продукции анемофилов по сравнению с энтомофилами не нашло поддержки в полученных фактических данных. Оно крайне сомнительно и, видимо, должно быть оставлено.

Принято думать, что пыльца у анемофилов легкая, летучая и разносится ветром на большие расстояния. С этим нельзя согласиться. В действительности дело обстоит совсем наоборот. Пыльца у ветроопыляемых растений тяжелая, так как она богата крахмалом. Поэтому такая пыльца разносится воздушными течениями на небольшие расстояния. Прямые наблюдения показали, что пыльца злаков, пустынных маревых, многих ветроопыляемых древесных пород (береза, дуб, граб) оседает неподалеку от продуцирующих ее растений. Изучение рассеивания пыльцы дикорастущих злаков в штате Небраска, проведенное Джонсом и Ньюэлом, показало, что содержание злаковой пыльцы в приземном слое воздуха составляло на дистанции 25 м от источника ее 31%, 75 м — 10%, 125 м — 4,4%, 200 м — 1,2%, 300 м — 0,8% от того количества ее, которое имелось в центре поля. У такого строго перекрестноопыляемого растения, как кострец безостый, на 16 мм² предмет-

ного стекла на расстоянии 300 м от поля было уловлено только 3 пыльцевых зерна, или 0,5% от количества пыльцы в пределах поля. Подобные же данные получены и для многих других ветроопыляемых растений.

Вопрос о сфере эффективного ветроопыления имеет важное значение в селекции при определении дальности изоляции чистосортных посевов во избежание «загрязнения» их пыльцой других сортов. Изоляция в 300—500 м считается достаточной для этой цели. Для иллюстрации возможности ветроопыления на дальней дистанции обычно приводится факт заноса большого количества пыльцы дуба на остров Гельголанд с соседнего материка на расстояние примерно 60—70 км от ближайших дубовых насаждений. Известны случаи заноса пыльцы древесных пород в Арктику на многие сотни километров. Факты эти не подлежат сомнению. Однако биологическое значение дальнего воздушного транспорта пыльцы очень сомнительно для целей опыления. Пыльца, находясь в воздухе, быстро утрачивает жизнеспособность, как это было установлено для злаков. Эффективное перекрестное опыление при помощи ветра осуществляется на небольшом расстоянии, между ближайшими особями, удаленными друг от друга самое большее на несколько десятков или сотен метров. Иначе говоря, популяции ветроопыляемых видов более замкнуты, чем это до сих пор казалось, поскольку сфера эффективного ветроопыления у них ограничена небольшими дистанциями.

Мы склонны думать, вопреки обычному мнению, что именно тяжелая пыльца и слабая ее летучесть у анемофильных растений способствуют перекрестному опылению при помощи ветра и являются важными приспособлениями к анемофилии.

Сыпучесть пыльцы характерна для анемофильных растений. Она связана с отсутствием или малым количеством клеящих веществ и жирных масел на поверхности зерен. Последние благодаря этому сухие, обособлены, не склеены друг с другом. Остатки небольшого количества масел на поверхности пыльцевых зерен многих анемофильных растений (например, у подорожников, злаков) свидетельствуют об их происхождении от энтомофильных предков, но у некоторых ветроопыляемых видов (береза и лещина) пыльца полностью лишена следов жирных масел.

Экзина пыльцевых зерен анемофильных растений тонкая, вследствие чего пыльца очень чувствительна к сухости и быстро утрачивает жизнеспособность. Особенно замечательны в этом отношении злаки, у которых жизнеспособность пыльцы ограничена немногими минутами (у цветущих после полудня) или часами (у цветущих рано утром). Рыльца же, напротив, долговечны, сохраняются живыми в течение нескольких суток, особенно в случае протогинии (у подорожников, осок, маревых, некоторых злаков и т. д.).

Мощная листовая поверхность представляет собой как бы завесу, препятствующую распространению пыльцы. Поэтому у ряда древесных растений цветение происходит еще до развертывания листьев или соцветия располагаются на концах ветвей, а не в глубине кроны (лещина, береза и др.). У травянистых ветроопыляемых растений соцветия возвышаются над листовой массой (злаки, осоки, подорожники).

Охарактеризованная выше совокупность признаков структурной анемофилии оставляет в забвении динамику самого процесса. Между тем именно в этой динамике проявляются наиболее важные и удивительные приспособления к опылению ветром. Они не уступают в своей эффективности соответствующим приспособлениям у наиболее специализированных энтомофилов, но крайне своеобразны. Мы имеем здесь в виду суточную ритмику (суточную периодичность) цветения и опыления. Этот замечательный феномен составляет суть д и н а м и ч е с к о й а н е м о ф и л и и. Наиболее отчетливо она проявляется у злаков.

Суточная ритмика цветения и опыления злаков открыта более 100 лет назад, но оставалась малоизвестной и не была по достоинству оценена. Лишь в последние десятилетия выяснилось приспособительное значение динамической анемофилии, возможность использования ее в таксономических целях и ее роль в процессе видообразования у злаков.

Динамическая анемофилия проявляется в приуроченности цветения и опыления каждого вида злаков к определенному периоду суток. Совмещение рассеивания пыльцы у особей каждого вида злаков в пределах ограниченного времени, иногда очень краткого, весьма повышает шансы опыления — попадания на рыльце пыльцы, переносимой воздушными течениями. При таком одновременном и кратком цветении в течение суток у каждого вида создается в соответствующие сроки высокая насыщенность приземного слоя воздуха его пыльцой, несравненно более значительная, чем она была бы в том случае, когда то же самое количество ее рассеивалось непрерывно в течение многих часов или суток подряд. В этом и проявляется своеобразная экономность анемофилии. Суточная периодичность опыления представляет поэтому важнейшее приспособление злаков к опылению ветром.

По характеру суточной периодичности цветения и опыления можно выделить ночные, утренние, околополуденные, послеполуденные,

вечерние, с двухразовым цветением (утро и вечер) и круглосуточно цветущие злаки. В средних широтах большинство злаков цветет утром и многие после полудня. В тропиках дело обстоит точно так же, но там, кроме того, некоторые группы злаков (сорговые) цветут преимущественно ночью.

Ведущим экологическим фактором цветения злаков является температура. Для каждого вида имеются свои кардинальные температурные точки цветения (максимальная, минимальная, оптимальная температура). Колебания температуры стимулируют начало цветения. Относительная влажность воздуха не регулирует суточных сроков цветения, но является важным фактором экологии опыления, поскольку пыльца злаков очень чувствительна к сухости воздуха. Для злаков, цветущих в светлое время суток, интенсивность света не играет роли, тогда как для ночных злаков свет (точнее, отсутствие света) играет решающую роль, например у видов сорго. Механическое сотрясение соцветий при ветре способствует цветению злаков, усиливая или ускоряя его. Рожь при ветре отцветает быстрее, чем при тихой погоде.

Динамическая анемофилия утренних, ночных и послеполуденных злаков протекает поразному, в чем проявляется адаптация ее к резко различным условиям этих периодов суток.

Утро представляет наиболее обычное и благоприятное время для цветения злаков. Относительная влажность воздуха утром бывает наибольшей (свыше 70—80%), а температура воздуха пониженной (менее +16... +18 °С). Утренние (а также ночные) злаки как бы убегают от дневного зноя и засухи и уберегают пыльцу от их губительного действия. Цветение и опыление у них длятся около 4—6 ч, нарастают и затухают постепенно, характеризуются одновершинной кривой. Такое цветение можно назвать постепенным. Пыльца утренних злаков сохраняет жизнеспособность в течение нескольких часов, а при пасмурной и прохладной погоде даже нескольких суток. Опыление осуществляется при пониженной температуре. К числу утренних злаков принадлежит овсяница луговая, райграс высокий, ежа сборная и др.

Совсем иначе протекают цветение и опыление послеполуденных злаков. Они цветут и пылят при очень высокой температуре и низкой относительной влажности воздуха. Пыльца их в этих условиях недолговечна и утрачивает способность к прорастанию уже через 3—5 мин после рассеивания, если температура воздуха очень высокая. Казалось бы, что в этих ксеротермных условиях послеполуденного времени перекрестное опыление злаков с помощью ветра должно быть обречено на неудачу. Однако это не так. У послеполуденных злаков обнаружено замечательное приспособление к этим крайним условиям среды в форме взрывчатого и порционного цветения.

Взрывчатое цветение — это внезапное, одновременное, массовое и стремительное раскрывание цветков у локальной популяции вида, осуществляющееся во мгновение ока как бы по мановению волшебной палочки. Порционное цветение представляет особую форму взрывчатого. В этом случае в пределах суточного периода цветения бывает не один, а два-три последовательных взрыва (порции) цветения. Последнее протекает как бы отдельными толчками (порциями). Взрывы цветения длятся всего 3—5 мин, а межпорционные паузы, когда раскрывания цветков совсем не происходит, продолжаются 30—60 мин, а иногда растягиваются до 1,5—3 ч.

Одиночные и порционные взрывы цветения вызываются колебаниями температуры (0,5—2°), обычно ступенчатыми, преимущественно в сторону ее понижения. Поэтому-то эти злаки и цветут после полудня, когда уже начинается понижение температуры после дневного максимума. Таков механизм экологической регуляции последовательных взрывов цветения, осуществляющихся у локальной популяции вида строго одновременно на значительной площади.

Взрывы цветения можно вызвать искусственно. Для этого нужно внести в более прохладное помещение лаборатории или комнаты срезанные соцветия злака или затенить плотной тканью участок популяции; вследствие понижения температуры в тени через 5—7 мин произойдет взрыв цветения. Опыление у таких послеполуденных злаков осуществляется в течение нескольких минут, так как пыльца их теряет жизнеспособность примерно через 3—5 мин (при температуре около и больше +30 °С и относительной влажности около и меньше 20%).

В качестве примеров послеполуденных злаков с порционным цветением можно назвать кострец безостый (Bromopsis inermis, табл. 1), кострец береговой (B. riparia), житняк гребенчатый (Agropyron cristatum), житняк сибирский (A. sibiricum), житняк пустынный (A. desertorum), пырей ползучий (Elytrigia repens), пырей волосоносный (E. trichophora), пырей средний (E. intermedia), овсец Шелля (Helictotrichon schellianum), ячмень короткоостый (Hordeum brevisubulatum) и др.

Взрывчатое и порционное цветение — своеобразное, тонкое, гибкое и важное приспособление злаков к опылению ветром в крайних ксеротермных условиях послеполуденного времени. Опыление осуществляется в краткие мгновения. Тончайшая экологическая регуляция одиночных и порционных взрывов цвете-

ния обеспечивает точную синхронизацию их, что повышает эффективность перекрестного опыления при помощи ветра.

Динамическая анемофилия, правда в менее дифференцированной форме, обнаружена и у других ветроопыляемых растений — у ситниковых, осоковых, подорожниковых, полыней, маревых.

Суточная периодичность опыления является если и не всеобщей, то все же широко распространенной у ветроопыляемых растений. Это важное приспособление к опылению ветром. Поэтому вполне правомерно говорить не только о структурной, но и о динамической анемофилии у растений.

Гидрофилия. У большинства водных растений цветки и соцветия возвышаются над поверхностью воды. Опыление у них осуществляется, как и у наземных сородичей, в воздушной среде при помощи насекомых (белая водяная лилия, частуха, стрелолист, турча, пузырчатка и др.) или ветра (рдесты — виды Potamogeton, уруть и др.).

Собственно гидрофилия, т. е. перенос пыльцы в воде или по водной поверхности, встречается у относительно немногих водных растений. Это особый случай абиотического опыления, обусловленный эдафическими условиями.

Опыление в толще воды свойственно взморникам (Zostera), роголистникам (Ceratophyllum), наядам (Najas), дзанникеллиевым (Zannichelliaceae), видам болотника (Callitriche) и немногим другим водным растениям. Имеется много общего в приспособлениях этих растений к опылению в воде. Цветки распускаются в воде, не выступая над ее поверхностью. В пыльниках нет утолщений в стенках клеток эндотеция, а нередко последний совсем утрачен. Пыльцевое зерно имеет лишь одну тонкую внутреннюю оболочку (интину), экзина же (наружная оболочка) крайне редуцирована, ее плотность близка к плотности воды. У многих видов пыльцевые зерна часто нитевидны (у Zostera 2000 × 8 мкм) или сферические пыльцевые зерна соединены посредством студневидной массы в цепочковидные образования (у Thalassia hemprichii), а иногда они сразу же после вскрытия пыльника прорастают в трубочку и переносятся водой уже в таком состоянии. Нитевидная форма и «червеобразное» состояние пыльцевых зерен повышают их плавучесть и шансы на опыление. Нитевидные пыльцевые зерна взморников оплетаются вокруг их рылец. Однако шансы на опыление у описываемых водных растений невелики. Вероятность повторного опыления совсем ничтожна. Эти гидрофильные растения имеют, подобно анемофилам, только один семязачаток в завязи. Размножение у них преимущественно вегетативное.

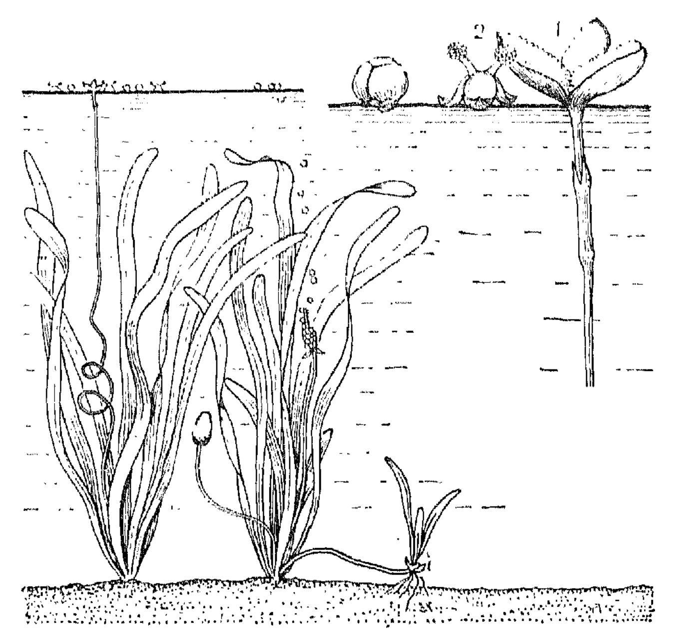


Рис. 40. Гидрофилия у валлиснерии (Vallisneria spiralis):

слева — общий вид двудомной валлиснерии (женское и мужское растение); справа — опыление у валлиснерии, совершающееся на поверхности воды (*1* — женский цветок; *2* — мужской цветок).

Иначе происходит опыление на поверхности воды. В этом случае цветки располагаются и распускаются на водной поверхности или непосредственно над ней. Шансов на опыление здесь больше, чем под водой. В связи с этим в завязях находится не один, а несколько семязачатков. Опыление на поверхности воды свойственно валлиснерии, элодее, руппии и другим растениям..

Известнейший пример опыления на поверхности воды представляет валлиснерия — двудомное растение, произрастающее в водоемах, а также выращиваемое в аквариумах. Мелкие мужские цветки с двумя тычинками свободно плавают, как на лодочках, на откинутых книзу трех листочках околоцветника. Подгоняемые ветром, они передвигаются по водной поверхности, приближаются к плавающим женским цветкам. При этом может произойти случайное соприкосновение пыльцевой массы вскрывшихся пыльников мужских цветков с лопастями рыльца женских цветков (рис. 40). Сходно происходит опыление у элодеи. Возможно также опыление рылец пыльцой, плавающей на поверхности воды. При опылении в воде и на ее поверхности пыльца не погибает при погружении в воду.

Развитие гидрофилии происходило, видимо, двумя путями — непосредственно от энтомофильных предков или от них же, но через промежуточный этап анемофилии.

САМООПЫЛЕНИЕ

Возможность самоопыления у цветковых растений с обоеполыми цветками отнюдь не исключена, несмотря на наличие у них разнообразных устройств, противодействующих ему. Для подавляющего большинства покрытосеменных, за исключением двудомных и строго самонесовместимых видов, следует допустить, что некоторая, иногда довольно большая, часть семян ежегодно образуется в результате самоопыления.

Наряду со случайной автогамией нередко встречается более или менее регулярная автогамия, возникающая под давлением условий, затрудняющих перекрестное опыление или препятствующих ему. Это вынужденное самоопыление. Оно представляет резервный способ опыления и должно рассматриваться как адаптация к неблагоприятным условиям среды.

Самоопыление у однолетних растений встречается чаще, чем у многолетних. Однолетние самоопыляющиеся виды имеются во многих семействах (крестоцветные, бобовые, злаки и др.). Примерами их могут служить крошечные мелкоцветковые растения: резушка Таля (Arabidopsis thaliana), пастушья сумка, веснянка весенняя, клевер скученный, клевер шершавый, клевер подземный, герань нежная и др. Они растут на сухих и бедных почвах, быстро завершают жизненный цикл, самоопыление у них очень обычно и связано с особым образом жизни. Ему благоприятствуют, видимо, два обстоятельства. Прежде всего популяции однолетних растений подвержены сильным колебаниям численности в разные годы. Самоопыление позволяет каждой такой популяции легче и быстрее восстановиться после понесенного ею ущерба, когда она уменьшается до малого числа особей или даже до единственного индивидуума. Кроме того, однолетние растения обычно связаны с узко ограниченными и специфическими местообитаниями. Благодаря самоопылению адаптация этих однолетних видов к таким условиям оказывается вполне устойчивой, что дает им известные преимущества в борьбе за жизнь. Здесь напрашивается аналогия с однолетними самоопыляющимися культурными растениями (культурные виды пшениц, ячменя, овса, гороха посевного и др.), гомозиготные популяции которых в определенных условиях культуры вполне устойчивы и продуктивны.

Самоопыление возникает на базе ксеногамного опыления в результате нарушения (дегенерации) важнейших его механизмов — самонесовместимости и дихогамии. Вследствие подавления генов самонесовместимости происходит сдвиг в сторону более или менее полной самосовместимости. Дихогамия становится как бы стертой вследствие удлинения начальных фаз (рыльцевой и тычиночной) в развитии цветка, благодаря чему эти фазы совмещаются или налегают друг на друга.

Автогамия происходит в обоеполых цветках в разные периоды цветения — в самом начале его, иногда еще в бутонах (бутонная автогамия), на протяжении всего цветения или в самом конце его.

Бутонная автогамия встречается редко. Более обычной является автогамия в конце периода цветения, когда перекрестное опыление с помощью ветра или насекомых по каким-либо причинам, чаще из-за дождливой и холодной погоды или из-за отсутствия опылителей, не осуществилось. В этом случае страхующая функция автогамии выступает очень наглядно.

Автогамия осуществляется разными способами: при прямом соприкосновении рыльца и пыльников (контактная автогамия), при высыпании пыльцы из пыльников и оседании ее на рыльце под действием собственной тяжести (гравитационная автогамия), при помощи дождя (омброавтогамия), ветра (анемоавтогамия), мельчайших насекомых, обитающих в цветке (трипсавтогамия).

Контактная автогамия наиболее обычна. В начале цветения, когда еще не утрачены шансы на перекрестное опыление, пыльники и рыльца в цветке созревают в разное время или расположены таким образом, что непосредственный контакт между ними невозможен. Позднее в цветке происходят изменения во взаимном расположении пыльников и рыльца. Они связаны с ростовыми движениями и проявляются в удлинении или изгибе тычинок или столбиков, благодаря чему вскрывшиеся пыльники и ставшие восприимчивыми рыльца располагаются на одном уровне и в непосредственной близости.

Контактную автогамию можно наблюдать у характерных растений темнохвойного леса (седмичника европейского, цирцеи альпийской, майника двулистного). У седмичника цветки слабо протогиничны. Рыльце восприимчиво к моменту распускания цветка. В это время пыльники находятся примерно на одном уровне с рыльцем и рядом с ним, что делает возможным их соприкосновение. Липкое рыльце прочно удерживает пыльник. Пыльник при вскрывании высыпает на него пыльцу. Подобная же контактная автогамия встречается у цирцеи альпийской и майника двулистного. У последнего возможна также гейтоногамия между соседними цветками соцветия. У рассмотренных растений темнохвойного леса автогамия имеет более или менее случайный характер. Никаких структурных приспособлений к автогамии и связанных с ней редукций в цветке нет. Цветки

этих растений вполне сохранили энтомофильный облик, но опыление насекомыми у них утрачено, вследствие чего они перешли к автогамии.

Обязательная контактная автогамия встречается у подъельника обыкновенного и копытня европейского.

Копытень европейский — обычное растение в еловых лесах южной тайги и в смешанных и широколиственных лесах. Цветет в мае и первой половине июня. Цветки одиночные, невзрачные, располагаются у поверхности почвы, скрыты листьями. Венчик колокольчатый, спайнолепестный, снаружи буроватый, изнутри грязно-пурпуровый. Долгое время способ опыления у копытня оставался неясным. Сейчас единодушно признается наличие у него обязательной контактной автогамии.

В развитии цветка копытня можно выделить три стадии — начальную женскую, среднюю обоеполую и конечную мужскую. Для опыления имеет значение только средняя стадия. Цветки протогиничны: в бутоне и тотчас после распускания цветка рыльце восприимчиво, но пыльники 12 тычинок еще не вскрыты. В следующей, обоеполой стадии, при еще функционирующем рыльце, пыльники 6 длинных тычинок внутреннего круга вдвигаются между лопастями рыльца и, вскрываясь, оставляют на них пыльцу (рис. 41). На этой стадии легко можно обнаружить целые связки пыльцевых трубочек, возникших из пыльцевых зерен, находящихся еще во вскрытых пыльниках и врастающих в рыльце. Наконец, в последней, мужской стадии развития цветка рыльце уже утратило восприимчивость, а пыльники 6 наружных тычинок вскрываются, но, будучи более короткими, не достигают уровня рыльца. Поэтому эта конечная стадия, как и первая, не имеет сейчас значения для опыления, но могла иметь его в филогенетическом прошлом, когда копытень был еще энтомофильным растением. Облигатная (обязательная) автогамия копытня очень близка к клейстогамии. Иногда у него обнаруживаются закрытые цветки, в которых произошла автогамия.

С гравитационной автогамией лучше всего можно познакомиться на примере одноцветки (табл. 1.). Это очень красивое растение еловых лесов. Крупные белые венчики его как звездочки мерцают в сумраке леса. Они источают нежный аромат, но не посещаются насекомыми. Для осуществления автогамии у одноцветки необходима определенная ориентация цветоножки. Тогда, как это показано на рисунке 42, пыльца, высыпающаяся из пыльников, попадает на рыльце. То же самое, по-видимому, происходит в поникших цветках вересковых (брусники, черники, голубики, подбела и грушанок

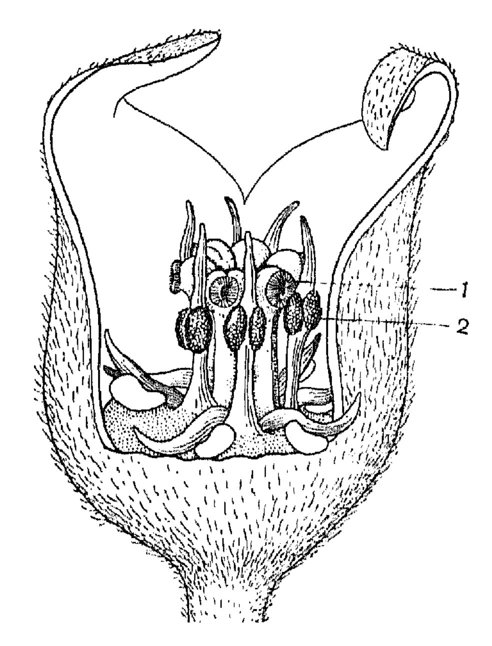


Рис. 41. Контактная автогамия у копытня европейского (Asarum europaeum):
1 — рыльце; 2 — пыльник.

круглолистной и средней, тогда как у грушанки малой имеется, видимо, контактная автогамия, поскольку пыльники у нее очень приближены к рыльцу). Ветер может содействовать гравитационной автогамии, поскольку при раскачивании и сотрясении растений происходит высыпание пыльцы через отверстия (поры), имеющиеся в пыльниках вересковых.

Своеобразный способ автогамии цветков при помощи дождя описан известным датским ботаником Олафом Хагерупом на Фарерских островах. Венчик цветка во время дождя наполняется до определенного уровня водой, причем пыльца плавает на ее поверхности. Пыльцевые зерна переносятся при помощи дождевых капель из пыльников на рыльце того же цветка. Насколько действен этот способ опыления, пока еще неизвестно, и по этому поводу высказываются сомнения.

Автогамии могут способствовать мельчайшие насекомые, обитающие в цветке (трипсы). Это так называемая трипсоавтогамия. Она встречается у самых различных растений.

К л е й с т о г а м и я представляет крайнюю форму автогамии. Она осуществляется в закрытых цветках, имеет экологический характер и вызывается неблагоприятными условиями внешней среды. Причины, вызывающие клейстогамию, разнообразны и у разных видов неодинаковы. Среди таких причин нужно назвать засуху, высокую атмосферную влажность, низкую или высокую температуру, условия освещения (глубокая тень, несоответствие длины фотопериода), затопление водой, скудное мине-

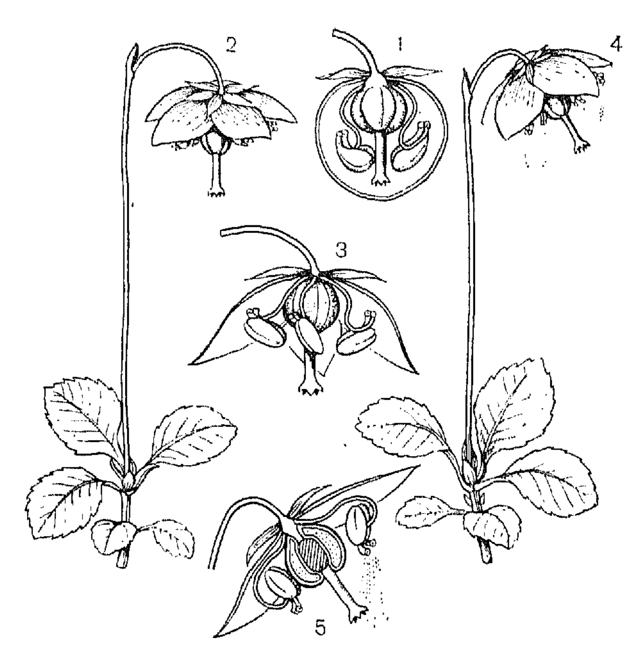


Рис. 42. Гравитационная автогамия у одноцветки (Moneses uniflora):

1 — продольный разрез через бутон (увел.) перед раскрыванием цветка (видны S-образно согнутые тычиночные нити; рожковидные выросты пыльников, через отверстия которых высыпается пыльца, ориентированы кверху); *2* — общий вид растения после раскрывания цветка (столбик цветка направлен отвесно, цветоножка изогнута дугообразно, отчего цветок поникает); *3* — распрямление тычиночных нитей и постепенное перевертывание пыльников для высыпания пыльцы (увел.); *4* — общий вид растения во время автогамии (цветок благодаря изгибам цветоножки принимает наклонное положение, столбик с рыльцем направлен косо вниз и высыпающаяся из пыльников пыльца попадает на рыльце); *5* — то же, цветок (увел.) в разрезе (видны S-образно согнутые тычиночные нити с пыльниками, отверстия которых обращены книзу).

ральное питание, неблагоприятные почвенные условия и т. д.

Клейстогамия выражена в разной степени. В соответствии с этим можно различать обязательную и факультативную клейстогамию. Под обязательной клейстогамией мы понимаем такие случаи, когда у вида постоянно образуются клейстогамные цветки, обнаруживающие черты более или менее далеко зашедшей редукции. Среди обязательных клейстогамов весьма обычны такие, у которых на одной и той же особи образуются нормальные хазмогамные и редуцированные клейстогамные цветки, причем именно последние являются плодущими. Развиваются эти разные формы цветков в разные сроки вегетационного периода, реже одновременно.

Клейстогамные цветки очень мелкие, никогда не раскрываются, напоминают бутоны. Чашечка уменьшена в размерах, лепестки рудиментарны или совсем отсутствуют, число тычинок часто уменьшено, пыльники мелкие, содержат мало пыльцы, которая не высыпается на рыльце, а прорастает в гнездах пыльника. При этом пыльцевые трубки прободают стенку пыльников и достигают рыльца. Последнее слабо развито. Эти цветки не выделяют нектар и не испускают аромат. В описанном случае развитие клейстогамии зашло далеко. Клейстогамия вызвала упрощение структуры цветка — известную редукцию его органов и утрату ряда приспособлений к перекрестному опылению. Вместе с тем клейстогамия представляет важное приспособление к неблагоприятным условиям среды, обеспечивая постоянно высокую семенную продуктивность.

Хорошим примером такой постоянной, далеко зашедшей клейстогамии, сопровождающейся явлениями редукции в цветке, могут служить многие фиалки и кислица обыкновенная.

Фиалка удивительная — довольно обычное растение широколиственных и смешанных лесов. Она образует весной более или менее одновременно клейстогамные и хазмогамные открытоцветущие цветки. Последние в большинстве стерильны. У фиалки опушенной, произрастающей в широколиственных лесах, по сухим склонам, кустарниковым зарослям, ранней весной появляются на длинных цветоножках красивые цветки с крупными фиолетовыми венчиками. Они имеют нормально развитые тычинки и завязи, но, как правило, бесплодны. После их увядания на коротких цветоносах развиваются крохотные цветки; лепестки их прикрыты чашечкой. К моменту, когда начинает развиваться завязь, тычинки и лепестки в виде шапочки располагаются на рыльце. Из этих клейстогамных цветков образуются крупные многосемянные коробочки. Они сидят на удлинившихся к этому времени цветоносах, протягивающихся по поверхности земли (рис. 43). Клейстогамные цветки развиваются и у других фиалок (душистой, холмовой, собачьей).

Кислица обыкновенная — характерное растение темнохвойной тайги. Она цветет в конце весны — начале лета (май — июнь). Крупные бело-розовые цветки ее многочисленны и являются украшением сумрачных еловых лесов. Из этих хазмогамных цветков образуется некоторое количество плодов-коробочек. Клейстогамные цветки кислицы мелкие, напоминают бутоны, не превышают 3 мм, сидят на коротких цветоножках, скрытых в моховом покрове (рис. 44). Появление их совпадает с началом созревания семян в коробочках хазмогамных цветков (примерно спустя месяц после их цветения). В клейстогамных цветках кислицы лепестки сильно редуцированы и имеют вид крошечных чешуек, пыльники никогда не вскрываются, пыльца прорастает в пыльниках, пыльцевые трубки проникают через стенку пыльника и растут в сторону рыльца, нередко круто изгибаясь. По сравнению с хазмогамными цветка-

Рис. 43. Клейстогамия у фиалки опушенной (Viola hirta):

1 — общий вид растения; *2* — клейстогамные цветки; *3* — плоды, развивающиеся из клейстогамных цветков; *4* — отдельный клейстогамный цветок (увел.).

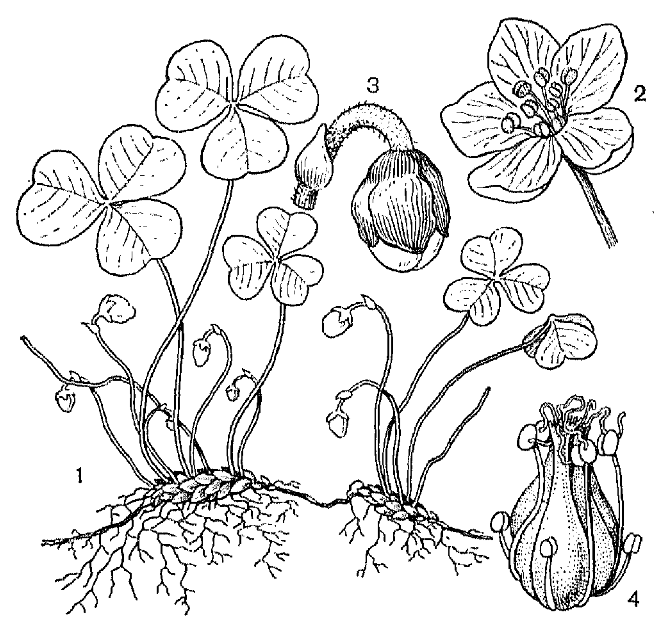


Рис. 44. Клейстогамия у кислицы обыкновенной (Oxalis acetosella):

1 — общий вид растения с клейстогамными цветками на разных стадиях развития; *2* — хазмогамный цветок; *3* — отдельный клейстогамный цветок в стадии опыления; *4* — то же с удаленным околоцветником (увел.).

ми гинецей здесь отличается тем, что столбики у него короче и сосочки на рыльцах развиты слабее, а иногда столбиков совсем нет и рыльцевая поверхность располагается на вершине плодолистиков. Клейстогамия у кислицы обусловлена сильным затенением и отчасти повышенным или избыточным увлажнением.

Особую группу составляют растения с подземными клейстогамными цветками. Лучше других известен из этой группы арахис подземный, называемый также китайскими орешками. Это культурное масличное растение родом из Южной Америки. У нас его возделывают на юге Украины, Северном Кавказе, в Закавказье и Средней Азии. У арахиса бобы образуются в почве. С самого начала они развиваются под землей из подземных клейстогамных цветков. Однако у арахиса имеются еще и надземные цветки с оранжево-желтыми венчиками, расположенные у самой поверхности почвы или несколько выше на стебле. После опыления этих цветков завязи их внедряются в почву на глубину 8 см вследствие удлинения ножки (гинофора), на которой сидит завязь.

Факультативная клейстогамия, будучи по своей природе также экологической, представляет как бы начальную фазу развития данного явления — она далеко не столь постоянна, проявляется лишь временами, при определенном сочетании условий среды и не сопровождается (это самое главное) признаками редукции в цветке. Факультативная клейстогамия довольно обычна. Примером ее могут служить ковыли, хлебные и другие злаки, отдельные виды пустынных маревых, некоторые водные и болотные растения — частуха подорожниковая, вахта трехлистная, виды рода росянка (Drosera), вербейник обыкновенный и др.

Превосходный пример факультативной клейстогамии представляют ковыли — характернейшие растения степей. У ковылей бывает открытое (хазмогамное) и закрытое (клейстогамное) цветение. Открытое цветение и перекрестное опыление при помощи ветра происходит у них ночью и на рассвете, но бывает далеко не всегда. Нередко ковыли полностью или частично цветут клейстогамно. Клейстогамия вызывается у них почвенной засухой (ксероклейстогамия) или пониженной температурой (термоклейстогамия). Клейстогамия у ковылей усиливается и становится преобладающей в более сухие сезоны и в более засушливых районах.

Экологический характер имеет клейстогамия у хлебных злаков. У овса она вызывается высокой или очень низкой температурой, а у ячменя — недостатком тепла и дождливой погодой на севере и засухой в степной зоне. Что касается пшениц, то представления об условиях, способствующих или препятствующих открытому цветению их, очень противоречивы. По-ви-

димому, теплая и влажная погода способствует открытому цветению, тогда как засуха и высокая температура — клейстогамному.

Итак, самоопыление у цветковых растений представляет явление вторичное, вызванное неблагоприятными для ксеногамного опыления условиями среды. Соотношение самоопыления и разных способов перекрестного опыления зависит от экологических условий. Эта зависимость отчетливо выступает в темнохвойной тайге, Арктике и пустынях, поскольку именно здесь крайние условия часто препятствуют осуществлению перекрестного опыления.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Процессу оплодотворения предшествует прорастание пыльцевого зерна на рыльце. Прорастание пыльцы начинается с разбухания пыльцевого зерна и выхода пыльцевой трубки из апертуры — борозды или поры (рис. 28,*5*). Оболочка пыльцевой трубки состоит преимущественно из целлюлозы и пектиновых веществ, а также полисахарида каллозы. Рост пыльцевой трубки ограничен ее апикальной зоной, длиной 4—7 мкм, состоящей целиком из пектина. Оболочка пыльцевой трубки не сплошная, она пронизана канальцами, через которые проходят цитоплазматические нити — плазмодесмы. Пыльцевая трубка служит ареной самых интенсивных физиологических процессов и очень богата различными ферментами, аминокислотами, гормонами и витаминами, но максимальная напряженность процессов жизнедеятельности сосредоточена в ее кончике. В густой цитоплазме кончика пыльцевой трубки с многочисленными здесь митохондриями и диктиосомами наблюдается наиболее высокая активность ферментов, ростовых веществ, аскорбиновой кислоты, повышенная концентрация белков, аминокислот, жиров, крахмала и т. д., а также интенсивная секреция фосфатаз (ферментов класса гидролаз, катализирующих гидролиз сложных эфиров фосфорной кислоты). Кроме того, выяснилось, что у всех изученных с этой точки зрения цветковых растений кончики пыльцевых трубок имеют утолщенные оболочки, своего рода колпачки, состоящие из тех же веществ, что и оболочка пыльцевых трубок. Предполагают, что в этих колпачках происходит синтез материала оболочки пыльцевой трубки, необходимого для ее роста и, кроме того, они, вероятно, предохраняют кончики пыльцевых трубок от возможных повреждений. Все это характеризует кончик пыльцевой трубки как своего рода гаусторий, активно прокладывающий путь через размягченные им ткани.

В огромном большинстве случаев пыльцевая трубка проникает в мегаспорангий (нуцеллус) через микропиле. Это так называемая п о р о г а м и я (от греч. poros — проход, отверстие и gamos — брак). Реже пыльцевая трубка попадает туда другими, окольными путями (а п о р о г а м и я). Апорогамия делится на х а л а з о г а м и ю и м е з о г а м и ю. При халазогамии пыльцевая трубка проникает в мегаспорангий через халазу, поднимается вверх и входит в женский гаметофит (зародышевый мешок) поблизости от яйцевого аппарата. Халазогамия (называемая иногда базигамией) наблюдается, например, у березовых, казуарины, ореховых. При мезогамии пыльцевая трубка входит в мегаспорангий сбоку, между халазой и микропиле. Мезогамия наблюдается, например, у цирцеастера (Circaeaster), манжетки, тыквы и других растений. Апорогамия наблюдается исключительно у подвинутых форм со специализированными и обычно упрощенными цветками. Кроме того, семязачатки апорогамных растений не лишены микропиле. Оно всегда имеется, но лишь в виде нефункционирующего, чисто рудиментарного отверстия, которое иногда зарастает. Все это говорит о том, что апорогамия возникла в процессе эволюции из порогамии и является одним из признаков специализации.

По мере роста пыльцевой трубки в нее переходят ядро клетки-трубки и спермии (если генеративная клетка уже разделилась на два спермия). В конце концов они достигают кончика пыльцевой трубки, где, как мы видели, сосредоточено наибольшее количество питательных и физиологически активных веществ. Механизм движения этих клеток не вполне ясен, но, как полагают, они переносятся токами цитоплазмы.

В большинстве случаев ядро клетки-трубки (так называемое «вегетативное» ядро) движется впереди генеративной клетки (или спермиев) и первым доходит до женского гаметофита. Однако во многих случаях ядро клетки-трубки не только не доходит до женского гаметофита, но даже не попадает в пыльцевую трубку и часто дегенерирует еще в пыльцевом зерне. Кроме того, нередко ядро клетки-трубки идет не впереди генеративной клетки или спермиев, а позади них или между ними, иногда сбоку от них.

Если пыльцевое зерно двухклеточное, то генеративная клетка делится только уже внутри пыльцевой трубки по мере ее продвижения к зародышевому мешку. Если пыльца трехклеточная, то в пыльцевую трубку входят уже сформировавшиеся спермии и передвигаются дальше к ее кончику.

Наиболее интересные события начинаются с того момента, когда пыльцевая трубка проникает в женский гаметофит, где изливает свое содержимое. При этом судьба двух сестринских спермиев глубоко различна. Как это было впервые установлено в 1898 г. выдающимся русским

цитологом и эмбриологом растений С. Г. Навашиным на двух видах растений — рябчике (Fritillaria orientalis) и лилии (Lilium martagon), один из двух спермиев сливается с яйцеклеткой, другой — со вторичным ядром центральной клетки зародышевого мешка или с одним из двух полярных ядер, если последние еще не слились. Поведение второго спермия было большой неожиданностью и главным моментом в замечательном открытии Навашина. В результате оплодотворения яйцеклетки возникает диплоидная зигота, слияние же второго спермия с полярными ядрами (или со вторичным ядром зародышевого мешка), обычно называемое тройным слиянием, приводит к образованию триплоидного первичного ядра специальной питательной ткани — эндосперма (от греч. endon — внутри и sperma — семя), развивающегося из центральной клетки.

Весь этот процесс, как известно, принято называть двойным оплодотворением. Но читатель может спросить: является ли оплодотворение, происходящее в зародышевом мешке, действительно двойным? Ведь согласно общепринятому в литературе определению, оплодотворение (сингамия) — это процесс слияния мужской и женской половых клеток (гамет) с образованием зиготы, из которой в дальнейшем развивается новый организм. Такое определение оплодотворения можно найти в любом учебнике биологии и в любом энциклопедическом словаре (в том числе в советских энциклопедиях, в Большой и Малой). И даже в известном «Словаре русского языка» С. И. Ожегова (1973) мы читаем: «Оплодотворить. 1. Создать зародыш в ком-чем-н. слиянием мужской и женской половых клеток. 2. *Перен.* Послужить источником развития, совершенствования». Слияние одного из спермиев с яйцеклеткой является, несомненно, оплодотворением, но тройное слияние не является, строго говоря, оплодотворением, так как 1) центральная клетка — не гамета и 2) в результате этого слияния не образуется зигота, из которой в дальнейшем развивался бы новый организм. Очевидно, тройное слияние является оплодотворением лишь в указанном Ожеговым втором, переносном смысле. Другими словами, в выражении «двойное оплодотворение» термин «оплодотворение» применяется в двух разных смыслах — прямом и переносном. Тем не менее выражение «двойное оплодотворение» настолько широко вошло в литературу, что было бы нецелесообразно его заменять (а попытки такого рода делались, в том числе известным немецким ботаником Э. Страсбургером). Достаточно, если мы будем помнить, что речь идет здесь о двух разных биологических процессах, условно объединяемых общим названием.

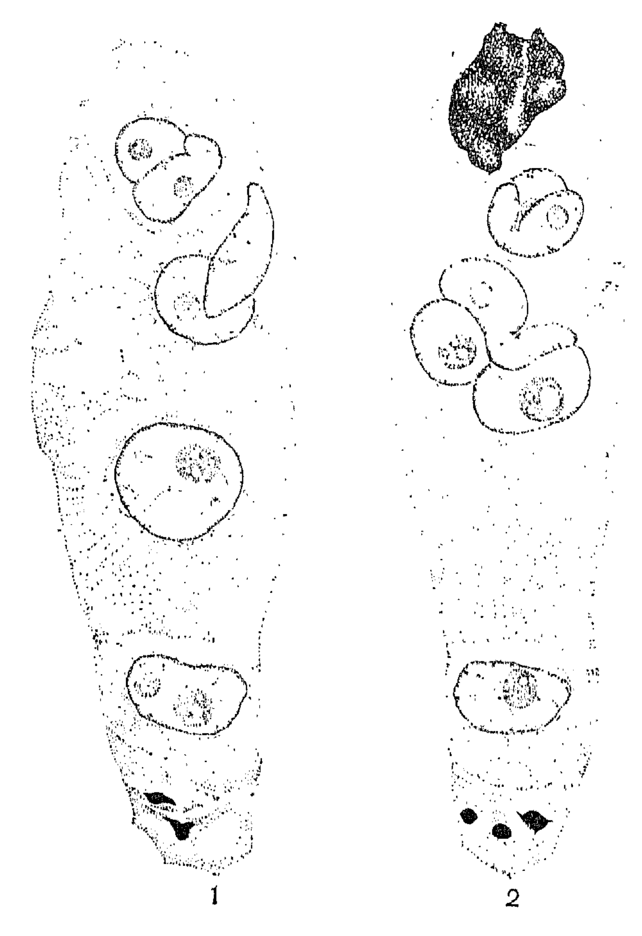


Рис. 45. Двойное оплодотворение в зародышевом мешке гусиного лука Хомутовой (Gagea chomutoviae):

1 — в яйцевом аппарате на срезе зародышевого мешка, изображенного на этом рисунке, оказалась лишь одна яйцеклетка. В ней в тесном контакте с ее ядром находится удлиненный меньший спермий. В центральной клетке более крупный спермий лишь одним своим концом вступил в контакт с верхним полярным ядром; нижнее полярное ядро находится еще в нижней части центральной клетки. Еще ниже видны три антиподы: одна с нормальным ядром, две нижние с дегенерирующими ядрами; *2* — несколько более поздний момент двойного оплодотворения: темная масса в яйцевом аппарате — разрушенная синергида, через которую прошло содержимое пыльцевой трубки; с п р а в а от нее — небольшая часть целой синергиды, с л е в а — яйцеклетка. В яйцеклетке в контакте с ее ядром изогнутый меньший спермий. В центральной клетке контакт трех ядер: спермий имеет вид удлиненного ядра, у которого левый конец вздулся вследствие поглощения воды (гидратации), слева верхнее полярное ядро, справа овальное и более крупное нижнее полярное ядро. Внизу антиподы такие же, как на фиг. 1 (увел. 770) (рисунки и текст И. Д. Романова).

Впоследствии процесс оплодотворения изучался у многих других растений и в ряде случаев были найдены те или иные отклонения, иногда очень значительные, от того наиболее распространенного нормального типа, который был открыт С. Г. Навашиным у рябчика и лилии. При двойном оплодотворении (рис. 45) события в зародышевом мешке обычно развиваются следующим образом. Пыльцевая трубка проникает в одну из двух синергид и с силой вскрывается. Содержимое пыльцевой трубки обычно изливается в синергиду, которая при

этом разрушается (в ней видны остатки ядра синергиды и ядра клетки-трубки); вторая синергида впоследствии также отмирает (рис. 45, 2). При вскрытии пыльцевой трубки происходит освобождение ферментов, которые лизируют цитоплазму спермиев. Поэтому из синергиды спермии выходят в виде голых ядер (Н. С. Беляева, 1976). Далее оба спермия (точнее, их ядра) вместе с измененной цитоплазмой пыльцевой трубки перемещаются в щелевидный промежуток между яйцеклеткой и центральной клеткой. Затем спермии разобщаются: один из них проникает в яйцеклетку и вступает в контакт с ее ядром, другой проникает в центральную клетку, где контактирует со вторичным ядром или с одним, а иногда и обоими полярными ядрами. Форма и состояние ядер спермиев могут варьировать. У скерды (Crepis) и некоторых других сложноцветных ядра спермиев имеют вид двойной скрученной или извитой хроматиновой нити, у многих растений они удлиненные, иногда извитые, но обычно спермии представляют собой округлые ядра, иногда не отличающиеся по структуре от женских ядер. Если в зародышевый мешок проникает несколько пыльцевых трубок, спермии лишь одной из них участвуют в двойном оплодотворении, спермии же остальных дегенерируют. Случаи оплодотворения яйцеклетки двумя спермиями очень редки. Таков ход событий в «нормальном» восьмиклеточном типе женского гаметофита. В уклоняющихся типах многое происходит по-другому.

Слияние одного из спермиев с двумя свободными или слившимися полярными ядрами (число которых может быть и больше, до 14 у акалифы — Acalypha lanceolata из семейства молочайных) центральной клетки женского гаметофита приводит к образованию эндосперма — питательной ткани, служащей для питания развивающегося из оплодотворенной яйцеклетки зародыша (табл. 2). У многих семейств, особенно у семейств относительно более примитивных, эндосперм продолжает существовать также в зрелом семени и часто бывает даже очень хорошо развит и нередко сильно превосходит по размерам зародыш, но у других семейств весь или почти весь эндосперм потребляется в процессе формирования семени. В первом случае эндосперм используется не только зародышем, он потребляется также во время прорастания семени, во втором случае он служит только для образования зародыша. Но в обоих случаях значение эндосперма очень велико. Предполагают, что тройное (а в некоторых случаях даже более чем тройное) слияние служит лишь для увеличения количества ядерного вещества, а это ускоряет деление ядер эндосперма и тем самым стимулирует быстрое развитие этой уникальной питательной ткани. «Оплодотворение» полярных ядер (если это можно назвать оплодотворением), по всей вероятности, возникло в результате крайнего упрощения и миниатюризации женского гаметофита, обычно почти полностью лишенного запаса питательных веществ, и представляет собой своеобразное приспособление для быстрой компенсации недостатка питательных веществ. Следовательно, как уже давно указывалось в литературе, возникновение эндосперма коррелятивно связано с упрощением женского гаметофита и является своего рода компенсаторным приспособлением. Оно позволило достичь максимальной экономии материала на построении женского гаметофита цветковых растений и максимального ускорения его развития.

Однако у подостемовых, рогульниковых и у подавляющего большинства самого большого в растительном мире семейства орхидных эндосперм вовсе не образуется. Это можно объяснить только тем, что вырабатываются новые приспособления, которые исполняют функцию эндосперма более эффективно. У орхидных подвесок зародыша часто развивается в гаусторий, который через микропиле проникает в семяножку и может погрузиться даже в плаценту. Этот гаусторий извлекает из окружающих клеток питательные вещества и доставляет их развивающемуся зародышу и таким образом делает ненужным наличие эндосперма.

РАЗВИТИЕ ЭНДОСПЕРМА И ПЕРИСПЕРМА

ЭНДОСПЕРМ

Образование эндосперма столь тесно связано с процессами, разыгрывающимися в женском гаметофите, что будет вполне уместно остановиться здесь и на этом вопросе. Уже вполне сформировавшийся эндосперм состоит из относительно крупных паренхимных клеток, почти всегда плотно сомкнутых и более или менее густо заполненных различными питательными веществами — крахмалом, белком, маслом. У разных групп цветковых растений эндосперм развивается неодинаково. Различают три основных типа развития эндосперма: н у к л е а р н ы й (ядерный), ц е л л ю л я р н ы й (клеточный) и г е л о б и а л ь н ы й (иногда называемый базальным).

Нуклеарный тип развития эндосперма характеризуется сильным запаздыванием образования клеточных перегородок между делящимися ядрами. Вслед за делением ядер здесь не наступает тотчас же образование клеточных перегородок и поэтому появляется большее или меньшее количество свободных ядер, лежащих в тонком периферическом слое плазмы. Возник-

новение клеточных перегородок при этом типе развития наступает позднее. Нуклеарный тип развития эндосперма характерен для многих семейств (главным образом двудольных), например, для мускатниковых, почти всех лавровых, лотоса, лютиковых, маковых, гвоздичных, кактусовых, гречишных, первоцветных, розовых, почти всех маревых, порядков бобовых, крапивных, буковых и многих других.

Целлюлярный тип развития эндосперма характеризуется тем, что здесь тотчас после каждого деления ядра образуются клеточные перегородки. Он также характерен для большого числа семейств двудольных, хотя и меньшего, чем нуклеарный тип. Целлюлярный тип характерен для большинства представителей порядка магнолиевых, порядков нимфейных, троходендровых, багрянниковых, семейств норичниковых, губоцветных, колокольчиковых и большинства сложноцветных. Среди однодольных целлюлярный тип развития эндосперма известен у ароидниковых и рясковых.

Гелобиальный тип развития эндосперма характеризуется тем, что здесь после первого деления ядра образуется клеточная перегородка, которая делит гаметофит на две неравные части: бо́льшую микропилярную и меньшую халазальную (или латеральную). В микропилярной части эндосперма сначала образуется ряд свободных ядер, и только позднее между ними возникают клеточные перегородки; в халазальной части образуются либо две клетки, либо большое число свободных ядер. Халазальная часть эндосперма не принимает участия в его организации и обычно функционирует как гаусторий. Гелобиальный тип развития обычно рассматривается как промежуточный между целлюлярным и ядерным, но не все эмбриологи с этим согласны. Гелобиальный эндосперм особенно характерен для однодольных, но встречается также у некоторых двудольных, в том числе у кабомбовых. Следует, однако, заметить, что некоторые современные авторы отрицают существование у двудольных гелобиального типа развития эндосперма.

Вопрос, какой из трех типов развития эндосперма является наиболее примитивным, служит уже более полустолетия предметом споров. В 1957 г. индийские эмбриологи растений Б. Г. Л. Свами и П. М. Ганапати привели убедительные доводы в пользу примитивности целлюлярного типа, что вскоре было еще более глубоко обосновано австрийским эмбриологом Розали Вундерлих (1959). Примитивность целлюлярного типа развития эндосперма доказывается, в частности, тем, что он присущ подавляющему большинству представителей порядка магнолиевых, в том числе дегенерии и видам семейств магнолиевых и винтеровых.

Различны не только типы образования эндосперма, но и степень развития этой ткани. Как правило, чем примитивнее в эволюционном отношении группа, тем лучше развит у нее эндосперм. В таких случаях обычно говорят, что эндосперм обильный. Напротив, у наиболее подвинутых групп эндосперм становится скудным или даже отсутствует. Отсюда уже давно был сделан вывод, что в процессе эволюции цветковых растений происходила редукция эндосперма. Редукция эндосперма была связана с постепенным увеличением размеров зародыша. С увеличением размеров зародыша в нем может накапливаться все больше и больше запасных веществ, роль эндосперма постепенно уменьшается и в конце концов сводится на нет.

ПЕРИСПЕРМ

В процессе развития женского гаметофита, а затем зародыша и эндосперма ткань стенки мегаспорангия (нуцеллярная ткань) обычно полностью разрушается и ассимилируется. Однако у некоторых растений из самых разных семейств эта ткань частично сохраняется и превращается в наружную питательную ткань, называемую периспермом (от греч. peri — возле, около и sperma — семя). Перисперм имеется у савруровых, перцевых, кабомбовых, нимфейных, почти всех представителей порядка гвоздичных, юкки и всех представителей порядка имбирных. В других случаях, как у пшеницы и прочих злаков, остатки нуцеллярной ткани представлены сравнительно тонким слоем толстостенных клеток, входящих в состав семенной кожуры, т. е. играющих защитную роль. Интересно, что у многих растений, содержащих перисперм, таких, как савруровые, перцевые, кабомбовые, нимфейные и большинство представителей порядка имбирных (за исключением семейства марантовых), семя содержит как эндосперм, так и перисперм. Эндосперм в таких случаях выполняет очень своеобразную функцию: во время прорастания семени он добывает из перисперма питательные вещества и передает их растущему зародышу.

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША

Деление зиготы обычно начинается несколько позднее деления первичного ядра эндосперма. Зигота проходит как бы некоторый период покоя, который может быть более или менее продолжительным. Замечено, что у эндосперма, развивающегося по целлюлярному типу, период покоя менее продолжительный, чем у нуклеарного эндосперма.

За одним лишь исключением рода пион развитие зародыша цветковых растений отлича-

ется от развития зародыша голосеменных тем, что первое же деление ядра зиготы сопровождается образованием клеточной оболочки (у голосеменных, как известно, первоначально образуются свободные ядра, что среди цветковых наблюдалось пока только у пиона).

Развитие зародыша начинается с того, что зигота вытягивается в длину и делится перегородкой поперек. Таким образом возникает предзародыш (проэмбрио), внутренняя клетка которого, делясь, дает начало зародышу, а наружная, или основная, клетка развивает подвесок, или суспензор (от лат. suspensus — подвешенный). Этот последний содействует питанию развивающегося зародыша, погружая его в эндосперм, а нередко даже приобретает свойства гаустория (присоска).

Зародыш у большинства цветковых растений состоит из корешка (радикулы), стебелька, семядолей и почечки (плюмулы). Стебелек, или подсемядольное колено (гипокотиль), переходит внизу в корешок (зародышевый корень), представляющий собой зачаток главного корня. Иногда имеются также зачатки придаточных корней. Вверху стебелька находятся семядоли, или зародышевые листья. У двудольных обычно имеются две семядоли, очень редко 3 или 4, у однодольных только одна. Лучше всего развиты семядоли в семенах без эндосперма, например в семенах бобов или фасоли, где в них откладываются запасные вещества. На самой верхушке стебелька расположена почечка, из которой впоследствии развивается первичный побег.

Таково строение нормально расчлененного зародыша большинства цветковых растений. Однако у некоторых родов и даже семейств имеются слабо расчлененные или даже вовсе не расчлененные зародыши. У некоторых растений зародыш настолько упростился, что сведен к шарообразной или эллипсоидальной клеточной массе, в которой нет даже намека на зачатки корешка, стебелька и семядоли. Подобный редуцированный нерасчлененный зародыш наблюдается у таких, несомненно, очень специализированных сапрофитных и паразитных растений, как раффлезиевые, гидноровые, грушанка и монотропа, баланофоровые, повилика, заразиховые, бурманниевые, орхидные, а также у некоторых зеленых автотрофных растений, например у чистяка (Ranunculus ficaria) из семейства лютиковых.

Как известно, два класса цветковых растений — двудольные и однодольные — наряду с целым рядом других признаков отличаются друг от друга числом семядолей. У двудольных, как правило, две семядоли, у однодольных — одна. С двудольным зародышем мы встречаемся не впервые — он имеется у многих голосеменных. Но одна- единственная семядоля — это особенность только класса однодольных и ни в одной другой группе семенных растений не встречается. Имеются все основания считать, что однодольный зародыш произошел из двудольного. Но как можно себе представить превращение двудольного зародыша в однодольный? Этот вопрос вызвал очень много разногласий и породил довольно большое число гипотез. Но мы здесь имеем возможность изложить только одну из них, а именно так называемую гипотезу недоразвития, которая представляется самой правдоподобной и, кстати, приобрела наибольшее число сторонников.

Более ста лет назад известный немецкий ботаник Ф. Хегельмайер (1874, 1878), основываясь на сравнительном изучении зародышей различных двудольных и однодольных, пришел к выводу, что однодольный зародыш произошел из двудольного в результате недоразвития одной семядоли. На первый взгляд этому противоречит терминальное (верхушечное) положение единственной семядоли однодольных. Если положение единственной семядоли истинно терминальное, то тогда действительно трудно себе представить, каким образом недоразвитие одной из двух симметрично расположенных боковых семядолей двудольных привело к образованию однодольного зародыша. Но уже Хегельмайер с полным основанием рассматривал верхушечное расположение единственной семядоли однодольных как результат смещения, т. е. сдвига в процессе развития. Последующие исследования (в середине XX в. и позднее) убедительно показали, что терминальное положение семядоли однодольных только кажущееся и является результатом смещения верхушечной меристемы интенсивно растущей семядолей, занимающей, в свою очередь, псевдотерминальное положение. При этом, как выясняется, и сама степень терминальности у разных однодольных различна. У некоторых однодольных, по-видимому, сохранилась редуцированная вторая семядоля.

Все это приводит к выводу, что однодольный зародыш произошел в результате подавления или утери одной из двух семядолей, что возвращает нас, хотя и на новом уровне, к старой гипотезе Хегельмайера. Интересно, что подавление одной из двух семядолей происходит у самых разных представителей двудольных. У некоторых видов и даже целых родов нормально развивается лишь одна семядоля, как, например, у упомянутого выше чистяка, а также у пеперомии, некоторых видов хохлатки, шиповника, цикламена, некоторых геснериевых и др. Вторая семядоля бывает у них рудиментарной и способной к развитию (цикламен) или совер-

шенно подавленной (чистяк, шиповник и др.). Эти факты важны в том отношении, что они показывают реальность самого явления недоразвития одной из двух семядолей.

АПОМИКСИС, ИЛИ РАЗМНОЖЕНИЕ БЕЗ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

У многих цветковых растений половое размножение замещено различными формами бесполого размножения. Это явление, известное под названием апомиксиса (от греч. apo — без и mixis — смешение), привлекает особое внимание генетиков и биологов, занимающихся изучением различных форм микроэволюции в природе. Оно представляет также большой интерес для систематиков.

Бесполое размножение происходит у апомиктов или вегетативным путем (корневищами, луковицами, отводками и др.), или посредством настоящих семян, которые, однако, образуются без оплодотворения. Образование семян без оплодотворения представляет особенно сложный процесс, и мы поэтому остановимся на нем несколько подробнее.

При образовании семян без оплодотворения все клетки гаметофита, включая яйцеклетки, содержат такое же число хромосом, как и клетки спорофита. Как правило, это достигается таким изменением мейоза, в результате которого не происходит уменьшения числа хромосом наполовину. Но так происходит не всегда. Бывают случаи, когда мейоз протекает нормально, появляется гаплоидный женский гаметофит, но он дегенерирует и замещается одним или несколькими вновь образующимися зародышевыми мешками, которые возникают без мейоза из соматических клеток семязачатка.

Диплоидная яйцеклетка нередуцированного женского гаметофита может делиться и дать начало зародышу. Это настоящий партеногенез (от греч. parthenos — девственный и genesis — происхождение). Но интересно, что у многих видов ежевики, лапчатки, зверобоя и других родов для образования жизнеспособных семян необходимо опыление. Однако и в этих случаях яйцеклетка не оплодотворяется и развивается партеногенетически, но эндосперм развивается в результате тройного слияния. Это так называемые псевдогамные виды. Они занимают как бы промежуточное положение между видами с нормальным половым размножением и типичными апомиктами.

Чем же объяснить, что, несмотря на все бесспорные преимущества полового размножения, у сотен родов цветковых растений оно заменилось апомиксисом? Получает ли при этом организм какую-либо выгоду? По мнению известного шведского ботаника и генетика А. Мюнтцинга (1967), ответить на этот вопрос относительно просто, если сравнить потомство, полученное апомиктическим и половым путем у растений, принадлежащих к близкородственным формам. Короче говоря, апомиксис служит прекрасным способом сохранения гетерозиготности и благодаря этому — жизнеспособности. Любой биотип, обладающий при данных условиях среды способностью к апомиксису, может благодаря этому воспроизводиться в массовом количестве. Апомиксис исключает генетическое расщепление, и поэтому апомиктические формы образуют клоны, в пределах которых все особи обладают одинаковой генетической конституцией. Хорошим примером таких клонов с апомиктическим образованием семян служат виды одуванчика, отличающиеся высокой жизнеспособностью.

Как указывает далее Мюнтцинг, апомикты, образующие семена, обычно имеют еще одно преимущество: регулярное образование большого числа семян, не зависящее от нарушений мейоза, трудностей опыления и других условий, которые могут снижать плодовитость у форм с половым размножением. Это преимущество особенно сильно выражено у триплоидных апомиктов. Например, триплоидные апомикты одуванчиков не только обладают высокой жизнеспособностью, но и образуют также нормальное число семян, тогда как триплоиды, размножающиеся половым путем, как правило, стерильны.

Однако преимущества, достигнутые в результате перехода к апомиксису, носят несколько односторонний характер. Наряду с определенным выигрышем здесь имеется и очень значительный проигрыш. Дело в том, что, получая некоторые непосредственные, а в историческом плане лишь временные преимущества, апомикты теряют в эволюционном отношении. Они благоденствуют, лишь пока условия среды остаются относительно неизменными. Но, лишившись способности к рекомбинации генов, они уже не обладают достаточной генетической пластичностью, необходимой для приспособления к новым условиям. Поэтому ко всяким изменениям среды виды, размножающиеся половым путем, приспосабливаются легче, чем апомикты. В этих условиях апомикты часто вымирают. Но это касается только случаев полного апомиксиса. Когда же апомиксис только частичный и часть потомства образуется половым путем, как у псевдогамных видов ежевики, лапчатки или мятлика, растения получают определенное преимущество от апомиксиса и в то же время хотя бы частично сохраняют способность к генетическим рекомбинациям. Полный же апомиксис Мюнтцинг и другие генетики рассматривают как эволюционный тупик.

СЕМЯ

Семя цветковых растений по развитию и строению существенно отличается от семени голосеменных (см. с. 258 предыдущего тома «Жизни растений»). Это объясняется различиями в строении семязачатка голосеменных и цветковых растений и в не меньшей степени — в характере оплодотворения и последующих процессов, определяющих превращение семязачатка в зрелое семя.

Прежде всего резко различны происхождение и характер запасающих тканей. Запасающая ткань в семени голосеменных представляет собой вегетативную часть женского гаметофита и имеет, следовательно, гаплоидный характер. Эндосперм цветковых формируется, как уже отмечалось, в результате слияния одного из спермиев с диплоидным ядром центральной клетки зародышевого мешка и у подавляющего большинства растений имеет триплоидный характер. В семени некоторых цветковых растений сохраняется в большей или меньшей степени ткань нуцеллуса, преобразующаяся в диплоидную запасающую ткань — перисперм.

В отличие от голосеменных число семядолей зародыша цветковых обычно строго определено: их бывает либо две, либо одна (и очень редко 3 или 4).

Наконец, в формировании семенной кожуры большинства цветковых могут принимать участие два интегумента, в то время как семенная кожура голосеменных всегда образуется из одного интегумента.

Семена цветковых чрезвычайно разнообразны по размерам и форме. Они могут достигать нескольких десятков сантиметров (гигантские семена пальм) и быть почти неразличимыми невооруженным глазом. Например, у орхидных размеры семени составляют лишь несколько микрометров.

В большинстве случаев семена по форме шаровидные, удлиненно-шаровидные или цилиндрические. Такую форму следует считать наиболее отвечающей задаче перенесения неблагоприятных условий, так как в этом случае максимальному объему соответствует минимальная поверхность контакта семени с окружающей средой.

Поверхность семени часто более или менее гладкая. Однако нередко встречаются также семена с крыльями, шипами, ребрами, волосками, сосочками и различными другими выростами, формирующимися в основном из тканей семенной кожуры.

Семена многих цветковых растений снабжены так называемым присемянником или ариллусом (от позднелат. и средневеколат. arillus — сушеный виноград; рис. 46). Это более или менее мясистые образования, имеющие вид выроста в области микропиле, халазы или рубчика или же вид пленки, покрывающей часть семени или все семя целиком. Ариллусы большей частью ярко окрашены. Их окраска может варьировать от розовой, красной всех оттенков (у мускатного ореха, бересклета и др.) до желтой (у бобовых) и даже голубой. Иногда ариллусы бывают белыми, вернее, бесцветными (у молочайных, лилейных). Термин «ариллус» является сборным, он объединяет различные образования. Истинный ариллус — это кольцевидное, мешковидное или оболочкоподобное образование, развивающееся, в отличие от ложного ариллуса, в области рубчика (от семяножки) и не срастающееся в остальных частях семени с семенной кожурой. Напротив, ложный ариллус (ариллоид) представляет собой разрастание наружного интегумента в разных областях семязачатка, в семени же — видоизмененное продолжение семенной кожуры (рис. 47).

Все перечисленные выше образования на поверхности семени являются приспособительными, играющими важную роль в процессе распространения семян и тем самым в расселении видов. В частности, ариллусы служат приспособлением растений для привлечения животных и, следовательно, средством для распространения семян с помощью животных, особенно птиц и муравьев. Благодаря некоторым особенностям строения ариллусов они могут также способствовать распространению семян с помощью ветра, воды и т. д. Наконец, они могут служить и средством для раскрывания плода (у мускатного ореха), для отделения семени от плаценты (у молочайных) и т. д.

Ткань ариллуса богата различными включениями. Жирные масла были обнаружены у представителей мускатниковых, бобовых, страстоцветных, лилейных, амариллисовых; дубильные вещества — у коннаровых и крыжовниковых; рафиды оксалата кальция — у диллениевых; протеин и крахмал — у бобовых, коннаровых, страстоцветных, мускатниковых, лилейных.

До сих пор речь шла о видоизменениях в области семенной кожуры. Что касается лежащего глубже эндосперма, то его поверхность обычно остается гладкой. Однако у представителей некоторых семейств (анноновые, маслиновые, пальмы и др.) она (вместе с семенной кожурой) становится причудливо извилистой, складчатой, вследствие чего в период до созревания семени значительно увеличивается площадь его соприкосновения с окружающими материнскими тканями и возрастает интенсивность обмена веществ между ними. Такой эндосперм,

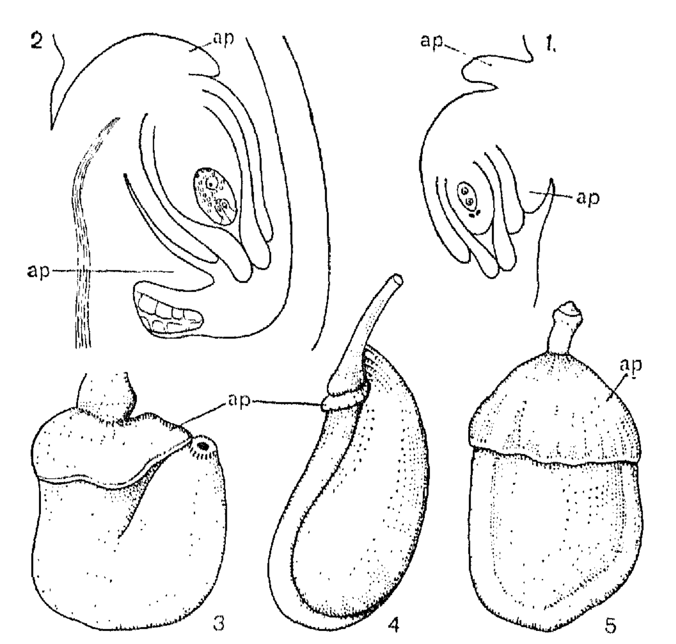


Рис. 46. Настоящие ариллусы (*ар*):

1 и *2* — заложение и развитие ариллусов у семязачатка булбины однолетней (Bulbina annua); *3* — ариллус в раскрывшемся цветке гибберции вьющейся (Hibbertia volubilis); *4* — заложение ариллуса у пассифлоры трехлопастной (Passiflora triloba); *5* — зрелый ариллус у того же растения.

Рис. 47. Некоторые типы ариллоидов (*ар*):

1 — у зрелого плода миристики душистой, или мускатного ореха (Myristica fragrans); *2* — у семени копытня канадского (Asarum canadense); *3* — у семязачатка клузии желтой (Clusia flava); *4* — у молодого семязачатка бересклета широколистного (Euonymus latifolia); *5* — у зрелого семязачатка того же растения.

хорошо знакомый нам по семени мускатного ореха, называется морщинистым или руминированным.

Внешнее строение зрелых семян отражает некоторые морфологические признаки семязачатков, из которых они сформировались. На семенах обычно заметны микропиле, рубчик и семяшов. Микропиле сохраняется в виде отверстия, которое изнутри часто закупоривается клетками семенной кожуры. Иногда микропилярное отверстие прикрывается специальной крышечкой, формирующейся из клеток интегументов (некоторые нимфейные); реже микропиле на семени не заметно. Рубчик образуется в том месте, где семя отделилось от семяножки. В анатропных семязачатках семяножка оказывается как бы приросшей к семязачатку и на зрелом семени можно различить своеобразный семяшов. При этом рубчик и микропиле располагаются рядом.

Главной частью семени является зародыш. По форме зародыш может быть прямым, согнутым, скрученным, спиральным, кольцевидным, подковообразным и т. д. Различно и положение зародыша в семени. У многих растений он занимает место в центре и со всех сторон окружен запасающей тканью; у других зародыш расположен по периферии семени и тогда в большей или меньшей степени окружает запасающую ткань или примыкает к ней. Несмотря на большое разнообразие формы зародыша и его положения в семени, расположение зародышей в семенах в одном отношении одинаково — кончик корня всегда находится поблизости от микропиле, благодаря чему при прорастании из семени прежде всего выходит корень.

Степень развития зародыша в зрелом семени у разных групп цветковых растений различна. Для наиболее примитивных групп характерен так называемый недоразвитый, слабо дифференцированный зародыш. В таких семенах в момент отделения их от материнского растения зародыш иногда очень мелкий, точечный, представлен лишь небольшой группой клеток. Однако ко времени прорастания в этих семенах формируется довольно крупный и хорошо дифференцированный зародыш.

У некоторых паразитных и других высокоспециализированных цветковых растений семена содержат так называемый рудиментарный зародыш. Он мелкий, точечный и к моменту прорастания не дифференцируется. Освобождаясь от оболочки семени, он формирует своеобразную протосому, на которой в дальнейшем возникают почки.

У наиболее подвинутых групп цветковых растений зародыш в семенах хорошо развит, он крупный, а эндосперм и перисперм редуцируются и нередко совсем исчезают, питательные вещества

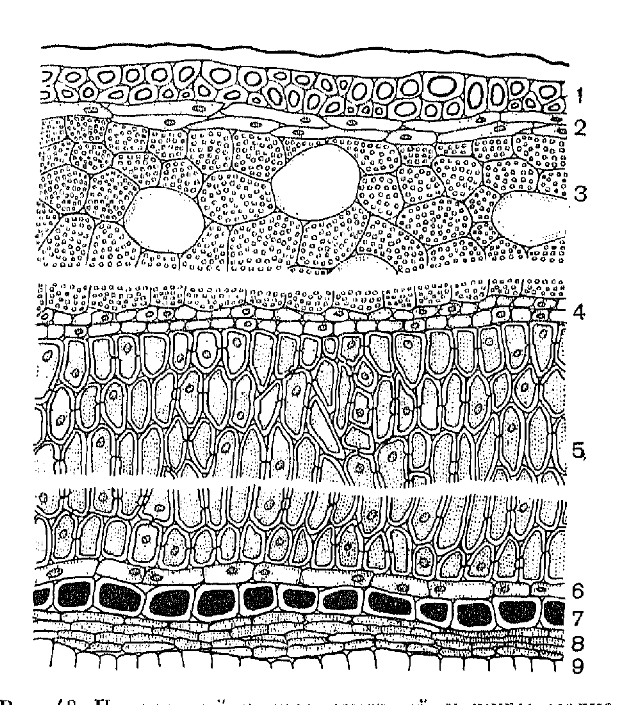


Рис. 48. Поперечный разрез семенной кожуры магнолии крупноцветковой (Magnolia grandiflora):

1 — эпидерма; *2* — слой уплощенных тонкостенных клеток; *3* — мясистая ткань из тонкостенных паренхимных клеток с заключенными между ними маслянистыми клетками; *4* — тонкий слой клеток, отделяющий мясистый слой от расположенного ниже каменистого слоя; *5* — слой каменистых клеток; *6* — слой тонкостенных клеток; *7* — слой клеток с темно-бурым содержимым; *8* — внутренняя эпидерма; *9* — клетки нуцеллуса.

при этом отлагаются в органах зародыша, главным образом в семядолях.

В момент прорастания зародыш питается гетеротрофно, используя заключенные в семени запасы питательных веществ. В зависимости от приуроченности запасающих тканей к тем или иным частям семени у цветковых растений обычно выделяют 4 типа семян. У семян первого типа в качестве запасающей ткани развит перисперм (гвоздичные, маревые). В семенах второго типа имеются и перисперм и эндосперм (нимфейные, перцевые), в семенах третьего типа, характерных для подавляющего большинства цветковых, перисперм отсутствует, но сильно развит эндосперм. Наконец, у семян четвертого типа запасные питательные вещества сосредоточены в семядолях зародыша (бобовые, сложноцветные, тыквенные и др.). У некоторых, особенно примитивных, цветковых часть питательных веществ сохраняется в клетках семенной кожуры.

Семенная кожура (теста, спермодерма) играет важную роль как пограничная зона между зародышем, запасающими тканями и внешней средой. Она обычно достаточно плотная и крепкая и надежно предохраняет зародыш и запасающие ткани от механических, биотических и иных повреждений (рис. 48 и 49). Семенная кожура препятствует иссушению и предотвращает преждевременное насыщение влагой содержимого семени. С другой стороны, она не должна препятствовать проникновению влаги и прорастанию зародыша в нужный момент.

Функции интегументов и их производного — семенной кожуры — меняются в ходе формирования семени из семязачатка. Обычно покровы семязачатка многослойные (особенно у представителей примитивных групп), до оплодотворения все клетки интегументов заполнены питательными веществами. Наличие кутикулярных пленок на поверхности эпидермы интегументов не является преградой для прямого поступления питательных, транзиторных веществ из интегументов в зародышевый мешок. Изменения в гомогенной структуре покровов семязачатка происходят после оплодотворения. В это время начинается усиленный отток питательных веществ из клеток интегументов в клетки эндосперма и зародыша.

Зрелая семенная кожура может складываться из разных типов тканей, главными из которых являются саркотеста (наружная, сочная, мясистая ткань), склеротеста (механическая ткань), паренхотеста (паренхимная ткань) и миксотеста (ослизняющаяся ткань). В семенных покровах различных растений встречаются либо все названные типы тканей, либо некоторые из них (рис. 49).

Таким образом, цветковые растения характеризуются большим разнообразием в строении семенной кожуры. Особенно разнообразна ее анатомическая структура (рис. 49). По меткому выражению Н. В. Цингер, «ни один растительный орган или ткань не может сравниться с семенной кожурой по богатству и разнообразию анатомических структур». Роды и виды растений хорошо различаются по строению семенной кожуры, поэтому изучение ее структуры очень важно для диагностики и систематики цветковых растений.

Рост и развитие семени протекают на фоне активных биохимических процессов. Из материнского растения к нему интенсивно притекают питательные вещества (сахара, аминокислоты, витамины и многие другие), в семени идут энергичные процессы синтеза. В этот период в семенах содержится большое количество таких гормонов, как ауксины, гиббереллины и цитокинины, осуществляющие регулирование процессов, связанных с ростом.

Интересным, но до сих пор не разгаданным с точки зрения физиологии является тот факт, что у многих растений зародыш останавливается в росте задолго до наступления зрелости семени, не достигнув полного развития. У одних видов, например у женьшеня, лимонника китайского, эта остановка в росте, как показал

П. В. Грушвицкий, происходит очень рано; в этих случаях почти не дифференцированный зародыш с трудом можно обнаружить в зрелом семени. У ясеня обыкновенного, видов борщевика остановка роста семени происходит позже, когда зародыш имеет довольно большие размеры и у него можно различить семядоли и осевую часть, однако он занимает по длине лишь часть семени. Известны случаи, когда зародыш, казалось бы, уже вполне развит и по длине почти равен длине семени (виды бересклета), однако анатомические исследования показали, что у него процесс формирования завершен еще не полностью.

Содержание воды в семенах на начальных фазах их формирования очень высокое, но по мере роста и созревания происходит их обезвоживание. Снижение влажности имеет место даже у семян, заключенных в сочные плоды, очень богатые влагой, в такие, как лимон, вишня, арбуз.

Наконец, семя достигает окончательных размеров и процессы роста останавливаются. Однако еще некоторое время продолжается приток веществ в семена из материнского растения. Теперь они начинают откладываться в запасной форме — в виде труднорастворимых, малоподвижных соединений, таких, как крахмал, жиры, запасные белки. В зависимости от того, какие запасные вещества преобладают, семена разделяют на крахмалистые (пшеница, кукуруза и другие злаки), масличные (подсолнечник, лен, арахис) или белковые (большинство бобовых). Благодаря накоплению этих и других веществ семена ряда растений являются для человека неоценимым источником пищевых (мука, крупы, растительные масла) и многих полезных лекарственных и технически ценных продуктов. Что же касается самих растений, то запасные вещества их семян необходимы для питания прорастающего зародыша.

Завершение роста плода и семени сопровождается снижением активности таких гормонов, как гиббереллины и цитокинины. В то же время вместе с отложением запасных веществ в семенах происходит накопление индолилуксусной и абсцизовой кислот. Содержание их возрастает до такого уровня, при котором они не стимулируют, а тормозят рост, что является важным приспособительным свойством, так как предупреждает возможность несвоевременного прорастания семян.

По мере наступления зрелости затухает активность ферментов, влажность семян снижается до минимума (5—10%), поступление веществ из растения прекращается. Покровы семени претерпевают существенные изменения: их ткани отмирают, уплотняются, одревесневают.

Строение зрелых семян, в особенности их покровов, биохимические и физиологические свойства зародышей, необычайная способность семян высыхать, не теряя жизнеспособности, определяют их свойство находиться в покое. При этом семена многих цветковых растений, переживая различные неблагоприятные воздействия, сохраняют длительное время способность прорасти и дать жизнь новому растению.

Далеко не все семена обладают способностью прорастать сразу после созревания. Легко прорастают семена многих растений, живущих в жарких странах с влажным климатом, например растения мангровых зарослей. Семена видов ризофоры прорастают уже на дереве, проросток падает в насыщенный водой ил и легко укореняется. Растения, образующие легко и быстро прорастающие семена, известны и в нашем умеренном поясе. В большинстве случаев это растения, цветущие ранней весной, например многие виды ивы, серебристый клен. При благоприятных условиях их семена, созревающие в начале лета, сразу прорастают и к осени образуются уже окрепшие растеньица, способные пережить зиму. Не успевшие прорасти семена таких растений быстро теряют всхожесть.

У подавляющего большинства цветковых растений созревшие семена не способны сразу прорастать, находясь в состоянии так называемого покоя. Покой может быть в ы н у ж д е н н ы м, связанным с отсутствием необходимых для прорастания условий (температурных, влажности и т. д.). Наиболее обычным случаем вынужденного покоя являются сухие семена.

Наряду с этим семена растений, обитающих большей частью в областях с сезонными колебаниями температуры и влажности (в умеренном и субтропическом поясах, а также в некоторых тропических областях, характеризующихся сменой засушливых и дождливых периодов), обладают способностью находиться в состоянии о р г а н и ч е с к о г о покоя; он определяется особыми свойствами самого семени. Термин «покой» при этом имеет условное значение. В большинстве случаев в таких семенах протекают достаточно активные метаболические процессы (дыхание, а иногда и рост зародыша), но прорастание заторможено. Семена, находящиеся в органическом покое, даже в условиях, благоприятных для прорастания, не прорастают совсем или прорастают медленно и дают лишь небольшой процент всходов. Для того чтобы приобрести способность прорастать, они должны подвергнуться действию особых условий, как правило, не совпадающих с условиями их прорастания.

Способность семян находиться в вынужденном или органическом покое выработалась у ра-

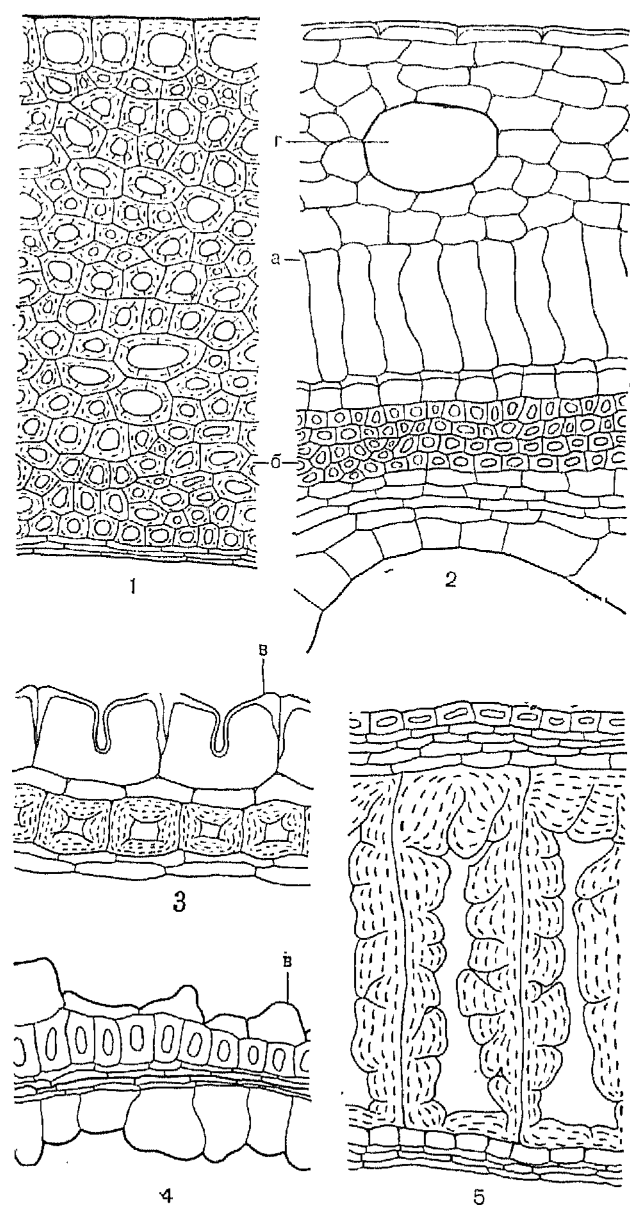


Рис. 49. Некоторые типы семенной кожуры:

1 — гамамелис вирджинский (Hamamelis virginiana, увел. 200); *2* — эвпоматия лавровая (Eupomatia laurina, увел. 200); *3* — актинидия мозолистая (Actinidia callosa, увел. 400); *4* — платан восточный (Platanus orientalis, увел. 400); *5* — конопля посевная (Cannabis sativa, увел. 300); *а* — саркотеста; *б* — склеротеста; *в* — ослизняющиеся клетки; *г* — эфирномасличный канал.

стений в ходе эволюции как средство пережить неблагоприятное для роста проростка время года. Таким путем создается запас семян в почве. Если в силу каких-либо неожиданных неблагоприятных погодных колебаний, например поздневесенних заморозков или периодов засухи, появившиеся проростки погибнут, в следующие годы смогут прорасти семена, сохранившиеся в почве в покоящемся состоянии, и таким образом будут воспроизведены растения данного вида. Покоящиеся семена иногда могут лежать в почве в набухшем состоянии, не теряя жизнеспособности, в течение многих лет.

У многих видов препятствием для прорастания семян является водонепроницаемость кожуры, что обусловлено присутствием в ней так называемого палисадного слоя, состоящего из сильно удлиненных толстостенных клеток. Кроме того, кожура покрыта водонепроницаемой воскообразной пленкой — кутикулой. Согласно наблюдениям А. В. Попцова, явление «твердосемянности» представляет собой истинный покой: до тех пор пока к зародышу не проникнет вода, все процессы жизнедеятельности в семени подавлены почти полностью. Твердосемянность широко распространена у растений из семейств бобовых и некоторых других и особенно у растений, произрастающих в засушливых областях. В природе «твердые» семена приобретают способность набухать обычно под влиянием температурных воздействий (прогревание, промораживание или резкие колебания температуры), приводящих к нарушению целостности кожуры. В практике сельского хозяйства их подвергают перед посевом специальной обработке (перетирание с песком, ошпаривание кипятком и т. д.).

Известны виды, у которых торможение прорастания связано с присутствием в околоплоднике нераскрывающихся плодов веществ, ингибирующих прорастание. Такие семена прорастают после промывания плодов, разрушения или удаления околоплодника. Наиболее ярким примером такого «химического» покоя являются соплодия свеклы.

У различных видов из многих семейств семена находятся в так называемом морфологическом покое, связанном с недоразвитием зародыша. До тех пор, пока такие семена не попадут в условия, при которых зародыш закончит развитие, они не смогут прорасти. Процесс доразвития обычно протекает в набухших семенах в тепле (+10...+25° С).

Особенно широко распространен покой семян, вызываемый физиологическими причинами. Причины торможения прорастания таких семян представляют предмет исследования многих ученых. Полученные данные показывают, что в этом случае действует так называемый физиологический механизм торможения прорастания, в котором соединяются пониженная способность зародыша к росту и пониженная газопроницаемость окружающих его покровов. Состояние зародышей покоящихся семян зависит от неблагоприятного для процессов роста баланса гормонов и низкой активности ферментов.

Физиологический покой семян различается по глубине. Свежесобранные семена хлебных злаков, салата, подсолнечника, многих сорных и других растений находятся в неглубоком покое. Достаточно повредить или удалить покровы, как они прорастают. В природе такие семена постепенно приобретают способность прорастать за время сухого хранения или под влиянием хотя бы кратковременного охлаждения в набухшем состоянии. Многие из них являются светочувствительными, т. е. сухое хранение или охлаждение у них может быть заменено облучением.

Изучение причин светочувствительности семян представляет собой особую проблему, которой посвящено огромное количество работ. Немецкий ученый Вильгельм Кинцель исследовал семена более 900 видов растений и нашел, что у 672 из них семена в той или иной степени реагируют на свет. Классическими объектами изучения светочувствительности являются семена салата, сельдерея, видов березы и ряда других растений. Установлено, что наиболее сильное действие оказывают лучи красной части спектра. Реакция на свет в большой степени зависит от температурных условий, в которых находятся набухшие семена. Например, у салата она отсутствует при температуре +15° С и ниже и сильно проявляется при ее повышении. Выдерживание таких семян в темноте при повышенной температуре вызывает у них термопокой, гораздо более глубокий, чем покой первичный. Семена некоторых видов, например видов чернушки, наоборот, на свету не способны прорастать; их называют темновсхожими. В основе реакции семян на свет лежит присутствие в них особого пигмента — фитохрома, переходящего под влиянием красного света в активную, а под влиянием дальнего красного — в неактивную форму.

Прорастание семян, характеризующихся неглубоким физиологическим покоем, можно стимулировать, намачивая их в растворах гиббереллина, а в некоторых случаях цитокининов и ряда других веществ.

Значительно труднее вызвать прорастание семян, находящихся в глубоком физиологическом покое, характерном для многих древесных (виды яблони, клена и др.) и некоторых травянистых растений. У таких семян удаление покровов хотя и вызывает некоторый рост зародышей, но он замедлен и зачастую ненормален: растут главным образом семядоли, а рост осевых частей зародыша очень затруднен. После высадки таких проростков в землю нередко образуются розеточные растения, так как у них заторможен и рост побега.

Явление ненормального роста зародышей, извлеченных из семян, находящихся в глубоком покое, получило название физиологической карликовости. Американский ученый Флоренс Флемион в течение 10 лет выращивала персик в теплой оранжерее. Все это время он сохранял черты карликовости.

Преодоление глубокого покоя происходит при посеве семян осенью или в ходе так называемой искусственной холодной стратификации — под влиянием длительного выдерживания семян при пониженной положительной температуре (0...+7° С), во влажной среде (в песке, торфе, опилках), в условиях хорошей аэрации. Длительность и оптимальная температура стратификации различна для разных видов: семенам клена татарского необходимо 2—4-месячное пребывание при 0...+3° С. У некоторых растений семена наиболее успешно прорастают после стратификации при +5...+7° С. Семена сорного растения недотроги мелкоцветковой (Impatiens parviflora) прорастают только после 5,5—6 месяцев стратификации при температуре не выше +3° С. После необходимого периода охлаждения семена приобретают способность прорастать в тепле; оптимальной температурой прорастания у большинства видов этой категории является температура +9...+10° С. Если же прервать холодную стратификацию даже кратковременным действием повышенной температуры (в природе это нередко происходит благодаря ранним оттепелям), изменения, происшедшие под влиянием пониженной температуры, исчезают и семена впадают в состояние вторичного покоя. Чем выше температура во время перерыва стратификации, тем быстрее возникает вторичный покой. Например, у семян клена татарского это происходит при +15° С за 10, а при +25° С за 5 суток. Для проращивания таких семян стратификацию необходимо начинать сначала. Это свойство семян имеет большое приспособительное значение, предотвращая провокационное прорастание.

Торможение прорастания семян нередко вызывается сочетанием недоразвития зародыша с действием физиологического механизма торможения прорастания различной силы. Семена, находящиеся в таком морфофизиологическом покое, должны подвергаться сначала теплой стратификации, для того чтобы прошло доразвитие зародыша, а затем действию пониженной температуры.

До последнего времени холодная стратификация считалась единственным способом преодоления глубокого покоя. Однако в последние годы работами, проведенными в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова под руководством М. Г. Николаевой, было установлено, что у некоторых растений, в частности у разных видов клена, можно вызвать прорастание зна-

чительной части семян без всякой стратификации путем замачивания их в течение двух суток в растворе разных цитокининов, удалив предварительно околоплодник. Оказалось, что у бересклета и женьшеня также можно вызвать прорастание семян без указанной выше длительной и сложной стратификации. После двухдневного намачивания в растворе гиббереллина, а затем в течение такого же времени в растворе кинетина значительная часть семян прорастает при +9...+10° C в течение 30—40 суток.

У некоторых растений покой семян имеет особый характер. Так, семена калины обыкновенной прорастают без стратификации и у них развивается хорошая корневая система. Однако побег не будет образовываться до тех пор, пока семена не подвергнутся длительной холодной стратификации, так как в глубоком физиологическом покое находится эпикотиль — точка роста побега. Еще более сложен покой у семян ландыша. Семена этого растения должны подвергнуться длительной холодной стратификации, после чего у них появится корешок. Однако побег начнет развиваться только после того, как проросшие семена пробудут лето в тепле, а затем подвергнутся действию второго периода пониженной температуры. У таких семян двойной покой: покой гипокотиля и зародышевого корня и покой эпикотиля. В естественных условиях они прорастают только на вторую весну.

У очень многих растений торможение прорастания семян обусловлено несколькими причинами (комбинированный покой). Известны пустынные виды рода ферула (Ferula), в околоплоднике которых содержатся сильные ингибиторы прорастания; сами семена содержат недоразвитый зародыш и находятся, кроме того, под контролем физиологического механизма торможения прорастания. Не менее многообразны причины, вызывающие торможение прорастания у семян известных декоративных кустарников — снежной ягоды и падуба. Они обладают твердым околоплодником и очень маленьким недоразвитым зародышем. Для того чтобы вызвать прорастание, такие семена приходится подвергать сложной предпосевной обработке. Без этого в питомниках семена могут лежать в земле в течение нескольких лет, образуя так называемые мертвые посевы и давая лишь единичные всходы.

Набухшие семена, находящиеся в органическом покое, в большинстве случаев особенно устойчивы к неблагоприятным условиям среды. Длительность жизни зрелых сухих семян различна. Обычно семена, которые легко прорастают, теряют всхожесть в течение нескольких месяцев, недель и даже дней. К числу таких семян относятся семена большинства видов ивы, серебристого клена и некоторых других растений. У других видов семена сохраняют жизнеспособность в течение нескольких лет, а иногда в течение десятков и даже сотен лет. Если подсушенные семена хранить в герметических условиях при температуре, близкой к абсолютному нулю (—273° C), они сохраняют жизнеспособность практически бесконечно.

Часто упоминаемый пример долговечности семян пшеницы, найденных в египетских пирамидах, оказался недостоверным. В действительности всхожесть семян этого растения сохраняется лишь в течение нескольких лет. Наибольшая долговечность свойственна «твердым» семенам. Так, удалось прорастить семена лотоса, пролежавшие погребенными в торфянике в Маньчжурии по первоначальной оценке более 200 лет. Однако, согласно современным данным радиоизотопного анализа, возраст этих семян превышает 1000 лет. Еще бóльшую долговечность обнаружили семена люпина, извлеченные из погребенных льдов Аляски: их возраст, как показал также радиоизотопный анализ, достигает 10 000 лет.

Для того чтобы семена могли прорасти, необходимы благоприятные условия увлажнения, аэрации и температуры. Диапазон температур, при которых семена способны прорастать, зависит от географического происхождения растений. Температура, при которой происходит прорастание семян, у северных растений ниже, чем у южных, особенно тропических видов. Семена пшеницы, например, могут прорастать при 0...+1° C, между тем для прорастания семян кукурузы необходима температура не ниже +12° C. Минимальная температура, необходимая для прорастания семян дыни и особенно семян многих тропических растений, например пальм, составляет +20 и даже +25° C.

Прорастание семян сопровождается сложными биохимическими и анатомо-физиологическими процессами. Как только в семена начинает поступать вода, в них прежде всего резко усиливается дыхание и одновременно активизируются различные ферменты, образовавшиеся еще в период созревания. Под их влиянием запасные питательные вещества гидролизуются, превращаясь в подвижную легко усвояемую форму. Жиры и крахмал превращаются в органические кислоты и сахара, белки — в аминокислоты. Перемещаясь в зародыш из запасающих органов, питательные вещества становятся субстратом для начинающихся в нем процессов синтеза, в первую очередь новых нуклеиновых кислот и ферментативных белков, необходимых для начала роста.

Рост зародыша обычно начинается с прорыва покровов энергично удлиняющимся гипокотилем и зародышевым корнем. Это удлинение происходит за счет растяжения образующих их клеток. Позднее начинается деление клеток. После появления корня начинают расти и зеленеть семядоли, наконец, появляется побег и образуются настоящие листья. У одних растений (тыква, подсолнечник, клен) семядоли в процессе роста освобождаются от окружающих покровов, выносятся гипокотилем над поверхностью почвы и становятся первыми ассимилирующими органами нового растения. Такой тип прорастания носит название н а д з е м н о г о. У других растений (дуб, каштан) семядоли остаются в семени под землей и являются источником питания проростка (п о д з е м н о е прорастание). После появления над поверхностью почвы побега с листьями эти проростки также переходят к автотрофному типу питания.

Таким образом, благодаря различным необычным свойствам удивительного образования, каким являются семена, они могут длительное время сохранять в себе живой зародыш и в состоянии покоя благополучно переживать различные, иногда весьма неблагоприятные воздействия. Приспособления, способствующие переживанию неблагоприятных условий, и факторы, выводящие семена из покоя, определяются характером этих условий. Семена, вышедшие из состояния покоя, при благоприятных условиях успешно прорастают, давая начало новым растениям.

ПЛОД

После того как произошло оплодотворение яйцеклетки и началось образование зародыша, цветок или только гинецей вступает в новую фазу развития, которая завершается формированием плода, этого характернейшего органа цветковых растений. Но что такое плод? На первый взгляд этот вопрос может показаться странным. Ведь всякий знает, что зерновка пшеницы, семянка одуванчика, томат, слива, вишня, яблоко и груша, земляника, ежевика и малина — это плоды, так как они заключают в себе семена и способствуют их распространению. Но не все ботаники с этим согласны. Многие считают, что настоящими плодами являются только те, которые образовались из завязи, как слива, вишня, томат или коробочка мака. Те плоды, в образовании которых принимают участие другие части цветка, они считают ложными. С этой точки зрения яблоко — не настоящий плод, а ложный, так как в его образовании принимает участие цветочная трубка. Еще более ложным плодом является земляника, вся мягкая, съедобная часть которой образована разросшимся цветоложем. Но другие ботаники справедливо возражают против такого очень узкого и одностороннего определения плода. Они указывают на то, что гораздо удобнее и правильнее рассматривать плод как результат видоизменения цветка, а не только гинецея, хотя самую существенную часть образуют завязь или завязи отдельных плодолистиков, если они еще свободные. Некоторые авторы, как, например, американский ботаник Артур Имс (1961), даже определяют плод как «зрелый цветок». С этой точки зрения яблоко и земляника такие же настоящие плоды, как черешня или барбарис. Такое определение плода имеет еще одно преимущество — устраняется понятие «сложный плод», применяемое многими ботаниками для обозначения плодов, возникающих из цветков с апокарпным гинецеем.

В строении зрелого плода в основном сохраняются признаки тех частей цветка, из которых он образуется. Но в процессе развития многих плодов, особенно сочных, первоначальные структуры подвергаются глубоким изменениям. Хотя в строении плода, например того же яблока, часто вполне различимы очертания плодолистиков, но в его строении резко выступают признаки самого плода, развивающиеся в процессе его формирования. Признаки цветка, ясно выраженные на ранних стадиях развития плода, исчезают или изменяются и сильно маскируются в зрелости, тогда как признаки собственно плода выступают особенно ярко ко времени созревания.

Наружная часть плода называется о к о л о п л о д н и к о м или п е р и к а р п и е м. До созревания семян околоплодник защищает их от высыхания, от механических повреждений, у съедобных плодов также от поедания, так как на этой стадии в нем нередко содержатся ядовитые, вяжущие или кислые вещества, которые в дальнейшем исчезают. По консистенции околоплодник может быть сочным или сухим. На этом основании плоды чисто искусственно делят на сочные и сухие. Среди сочных плодов, в свою очередь, выделяют многосемянные (ягода, яблоко, тыквина, гесперидий, гранатина) и односемянные (костянка). Среди сухих плодов различают вскрывающиеся (листовка, боб, стручок, мешочек, коробочка, крышечка и др.) и невскрывающиеся (орешек, орех, крылатка, двукрылатка, вислоплодник, семянка, зерновка и др.). Такое деление, все еще очень распространенное в учебной литературе, довольно удобно для составления определительных таблиц и других практических целей, но оно совершенно не отражает эволюционных взаимоотношений разных типов плодов. Поэтому уже сравнитель-

но давно предпринимаются попытки создать более естественную, эволюционную классификацию плодов. Среди этих работ нужно особенно отметить работу русского ботаника Христофора Гоби, опубликованную в 1921 г.

Любая классификация плодов, тем более классификация, построенная на эволюционном принципе, сильно затрудняется исключительным разнообразием плодов. Многообразные функции плода, обеспечивающие не только развитие и созревание семян, но также их распространение, привели к тому, что в строении плода имеется необычайное разнообразие приспособительных признаков. Но так как плод — это «зрелый цветок» и так как главную роль в его образовании играет все-таки гинецей, то основные подразделения эволюционной классификации плодов строятся на типе строения гинецея. В связи с этим различают две основные группы плодов — апокарпные и ценокарпные.

АПОКАРПНЫЕ, ИЛИ СВОБОДНОПЛОДИКОВЫЕ, ПЛОДЫ

Апокарпный плод характеризуется тем, что он состоит из не сросшихся между собой отдельностей, называемых плодиками или карпидами. Каждый плодик возникает из отдельного плодолистика. Наиболее примитивный тип плодика — это листовка (лат. folliculus). В большинстве случаев она многосемянная, реже (вследствие редукции) одно-, двухсемянная, вскрывается от вершины к основанию обыкновенно по брюшной (вентральной) стороне, как у калужницы, реже по спинной стороне, как у магнолии. Плод может состоять из нескольких или даже многих листовок, и тогда он называется многолистовкой. Многолистовка характерна для магнолии, купальницы, калужницы, пиона и других относительно примитивных родов и семейств. Листовки в многолистовке могут быть расположены спирально, как у магнолии, или мутовчато, как у калужницы и толстянковых. Из многолистовки в результате редукции числа плодолистиков возникла однолистовка. Общеизвестный пример однолистовки — консолида — род, очень близкий к живокости из семейства лютиковых. Раскрывание зрелых листовок облегчается тем, что края их большей частью не срастаются сколько-нибудь тесно и очень часто лишь соприкасаются или только слипаются.

Особой разновидностью листовки является сочная листовка. Сочная многолистовка характерна для большинства анноновых, лимонника, гидрастиса и др., а сочная однолистовка — для дегенерии, актеи и др. У рода декенея из семейства лардизабаловых каждый сочный плодик раскрывается вдоль шва, обнаруживая тем самым происхождение из типичной листовки.

Одно из главных направлений в эволюции листовок связано с редукцией числа семян в каждом плодике до одного и со связанной с этим потерей способности к вскрыванию. Совершенно очевидно, что, когда в плодике заключено лишь одно-единственное семя, отпадает биологическая необходимость для активного вскрывания плодика, так как единственная функция раскрывания — это рассеивание семян (когда их больше одного). В результате из листовки возникает орешек (лат. nucula). Околоплодник орешка кожистый либо более или менее деревянистый. Многоорешек, т. е. плод, состоящий из нескольких или многих орешков, характерен для ветреницы, лютика, ломоноса и ряда других лютиковых, лапчатки, гравилата и некоторых других розовых, а также для частуховых и прочих растений. Особым типом многоорешка является плод земляники, у которого многочисленные плодики-орешки расположены на разрастающемся после цветения мясистом и сочном цветоложе. Такой плод называется земляникой или земляничиной (лат. fragum). Отдельные плодики земляники устроены так же, как и обычные орешки. Мясистое плодоложе земляники является приманкой для животных, распространяющих неперевариваюшиеся орешки.

Весьма своеобразной разновидностью многоорешка является плод лотоса, где каждый орешек погружен в разросшуюся ось цветка.

В тех случаях, когда отдельные плодики многоорешка расположены на внутренней поверхности чашевидного или кувшинчатого цветоложа (гипантия) розы, каликантуса и представителей семейства монимиевых, плод часто называют цинародием (лат. cynarrhodium). Цинародий, как и земляника, отличается от обычного многоорешка лишь расположением орешков, а не их строением.

Другое направление эволюции листовки привело к образованию боба (лат. legumen) — плода, свойственного бобовым. От листовки боб отличается только тем, что при созревании он раскрывается одновременно по брюшному шву и вдоль спинки. Преимущество такого способа раскрывания заключается в том, что при созревании плода створки могут мгновенно закручиваться и с силой разбрасывать семена. Однако в некоторых группах бобовых, например у представителей мимозовых и цезальпиниевых, обычный тип вскрывающегося боба подвергается различным видоизменениям, связанным с более специализированными способами распространения семян.

В результате суккулентизации среднего слоя околоплодника (мезокарпия), одревеснения внутреннего его слоя (эндокарпия) и уменьшения числа семян из листовки возник новый тип плода — к о с т я н к а (лат. drupa). Возможно, что в некоторых случаях костянка возникает из орешка, а не прямо из листовки. Внутренняя часть околоплодника костянки (эндокарпий), например костянки сливы, вишни или черешни, представляет собой деревянистую твердую «косточку» (лат. putamen), за которой следует мясистый и обычно сочный мезокарпий, окруженный сравнительно узким, но плотным кожистым наружным слоем — экзокарпием. Костянка, как и орешек, преимущественно односемянная и, за исключением нескольких культурных сортов персиков, лишена способности к активному вскрыванию. Костянка характерна для подсемейства сливовых семейства розовых. У большинства родов этого подсемейства плод представляет собой о д н о к о с т я н к у, но у североамериканского рода эмлерия он является м н о г о к о с т я н к о й. Многокостянка характерна также для некоторых представителей подсемейства розовых, таких, как родотипос, керрия, ежевика, а также для многих представителей семейств луносемянниковых и охновых.

ЦЕНОКАРПНЫЕ, ИЛИ СРОСТНОПЛОДИКОВЫЕ, ПЛОДЫ

Как правило, ценокарпные плоды происходят из циклической многолистовки, т. е. многолистовки с мутовчатым расположением плодиков. Переход апокарпных плодов в ценокарпные происходит в результате постепенного бокового срастания плодиков. На самых ранних этапах эволюции ценокарпного плода отдельные плодики еще сохраняют некоторые характерные признаки листовки. Плод такого промежуточного типа принято называть с и н к а р п н о й м н о г о л и с т о в к о й. Примерами синкарпной многолистовки могут служить плоды многих представителей винтеровых, троходендрона и тетрацентрона, чернушки, некоторых видов таволги и т. д.

От синкарпной многолистовки лишь один шаг до настоящей к о р о б о ч к и, которая уже является типичным ценокарпным плодом. Коробочка отличается от синкарпной многолистовки более полным срастанием отдельных плодиков (которые тем самым теряют все характерные признаки листовки) и более специализированным способом вскрывания.

В зависимости от типа ценокарпного гинецея коробочка может быть синкарпной, паракарпной или лизикарпной. Однако далеко не всегда легко можно отличить паракарпный гинецей от синкарпного, и поэтому во многих случаях мы не будем указывать, какого типа коробочка — синкарпного или паракарпного.

Коробочка бывает чаще всего 3—5-гнездной, реже 2- или многогнездной. Ее раскрывание происходит различными способами, что представляет большой интерес и служило предметом специальных исследований, в том числе советского ботаника Н. Н. Кадена (1962). Вскрывание коробочки обычно вызывается тем, что ее стенки вследствие неравномерного высыхания клеток в определенных местах натягиваются и разрываются по линиям наименьшего сопротивления тканей, формирующихся во время созревания плода. Чаще всего образование отверстий для выхода семян происходит путем продольного раскрывания, начиная от верхушки. Трещины образуются или вдоль перегородок, т. е. между сросшимися боковыми частями соседних плодолистиков, или вдоль середины спинки последних. В первом случае продольно расщепляются все перегородки, которые как бы расклеиваются так, что вся коробочка распадается на отдельные части, соответствующие плодолистикам, вдоль плоскостей их продольного срастания. При этом каждый плодолистик имеет внутри продольную брюшную щель для освобождения семян, что можно рассматривать как признак, перешедший от синкарпной многолистовки (брюшная щель соответствует брюшному шву плодолистика). Такое раскрывание коробочки называется продольно-перегородчатым, а сама коробочка — растрескивающейся по перегородкам или с е п т и ц и д н о й (от лат. septum — перегородка и caedere — резать, рубить). Примером могут служить зверобой, рододендрон, табак, безвременник, или колхикум. По способу раскрывания, как и по строению полусинкарпного плода, чемерица (Veratrum) занимает как бы промежуточное положение между апокарпными и синкарпными плодами.

Гораздо чаще, однако, коробочка вскрывается вдоль спинок составляющих ее плодолистиков, т. е. растрескиваются сами гнезда. Такая коробочка называется гнездоразрывной или л о к у л и ц и д н о й (от лат. loculus — гнездо). Примером могут служить плоды подбела, хлопчатника, эремуруса, лилии, тюльпана, гиацинта, лука. Гнездоразрывные коробочки более специализированы, чем коробочки, расщепляющиеся по створкам.

Еще более специализированы коробочки с так называемым стенкоотрывочным вскрыванием, называемые с е п т и ф р а г н ы м и (от лат. frangere — ломать, разламывать, раздроблять). Вскрывание такой коробочки совершается посредством обламывания створок. Обламывание это происходит непосредственно у самого наружного края перегородок или перегородки

сначала более или менее расщепляются, а затем отламываются от внутренней части, которая не расщепляется. В первом случае все перегородки остаются нерасщепленными, а во втором — сохраняется только крылатая колонка, образующаяся из соединения нерасщепленных частей посередине коробочки. Примеры — вереск (Calluna), дурман (Datura), некоторые молочайные и др.

Так как у паракарпных коробочек нет истинных перегородок (но могут быть ложные), то септицидное вскрывание в собственном смысле слова у них отсутствует. Поэтому вскрывание паракарпных коробочек происходит или локулицидно, как у фиалки, или же по линии срастания (шва) краев смежных плодолистиков (т. е. маргиницидно), как у ивы и тополя. Иногда паракарпная коробочка вскрывается, однако, посредством образования в ее околоплоднике небольших дырочек (т. е. порицидно), как, например, у мака.

В некоторых группах двудольных из синкарпных коробочек возникли лизикарпные коробочки, наиболее типичным примером которых могут служить плоды первоцветных.

У некоторых групп двудольных с ценокарпной коробочкой встречается особая ее разновидность, называемая крышочкой или пиксидием (lat. pyxidium). Примером крышочки могут служить плоды портулака, очного цвета (Anagallis), белены и подорожника, у которых раскрывание обусловливается образованием в околоплоднике поперечной кольцевой трещины, так что верхняя часть его отпадает в виде крышечки.

В процессе эволюции из коробочки образовались другие типы сухих плодов, раскрывающихся и нераскрывающихся.

Одним из наиболее известных производных коробочки является стручок (лат. siliqua) — плод, характерный для большинства представителей семейства крестоцветных. Стручок представляет собой паракарпный плод. Он состоит из двух сросшихся краями плодолистиков, вдоль которых сидят двумя рядами семена. Обычно стручок представляется двугнездным, так как между сросшимися краями плодолистиков у него образуется вторичная (ложная) перегородка. Вскрываются стручки снизу вверх, оставляя на плодоножке так называемую «рамку» с натянутой между ее краями обычно тонкой ложной перегородкой. Стручки крестоцветных связаны постепенными переходами с паракарпными стручковидными коробочками близкого и более примитивного семейства каперсовых. У многих крестоцветных стручки более или менее укороченные. Когда длина стручка превышает его ширину не более чем в $1^1/_2$ — 2 раза, он называется стручочком (лат. silicula). У некоторых крестоцветных как стручок, так и стручочек подвергается различным видоизменениям, о которых читатель может прочесть в разделе о семействе крестоцветных.

В некоторых случаях при созревании коробочка распадается на отдельные растрескивающиеся гнезда. Это так называемая дробная коробочка или регма (от греч. regma — трещина, перелом). Например, у большинства представителей семейства молочайных каждое из трех гнезд коробочки растрескивается продольно-спинной щелью и все три гнезда, с силой отделяясь друг от друга и от оставляемой ими посередине центральной колонки, выбрасывают семена. У некоторых представителей мальвовых коробочка при созревании дробится на отдельные односемянные гнезда, каждое из которых вскрывается двумя створками.

Особое направление эволюции привело к образованию сухих плодов, распадающихся при созревании на отдельные орешкообразные части. В одних случаях число этих частей соответствует числу плодолистиков, в других оно превышает его вдвое, так как путем образования ложной перегородки каждое гнездо (образованное одним плодолистиком) делится, в свою очередь, пополам, как у бурачниковых и губоцветных. В последнем случае каждая единица распространения носит название эремы (от греч. eremos — безлюдный, пустынный). Для обозначения плодов этого типа уже давно было предложено название ценобий (coenobium). У клена обе орешкообразные части двураздельного плода крылатые, вследствие чего плод называется двукрылаткой (лат. bisamara).

Для большинства зонтичных и некоторых аралиевых характерен особый, очень специализированный тип дробного плода, называемый вислоплодником (cremocarpium, от греч. kremannumai — подвешивать и karpos — плод). Правда, имеются все основания считать вислоплодник производным от сочного костянковидного плода, характерного для большинства аралиевых, но удобнее рассматривать его вместе с другими дробными сухими плодами. Вислоплодник состоит из двух полуплодиков, разъединяющихся в зрелости вдоль плоскости, совпадающей с плоскостью сращения плодолистиков. При этом оба полуплодика удерживаются некоторое время на длинных обыкновенно двураздельных нитях, представляющих собой участки швов соседних плодолистиков.

Довольно велико также число различных типов нераскрывающихся сухих плодов, которые, как правило, происходят от сухих вскрывающихся плодов, реже от сочных плодов. Прежде всего следует упомянуть желудь (лат. glans) и орех (лат. nux). Это невскрывающиеся одно-

семянные плоды, образующиеся из многогнездной нижней завязи путем недоразвития гнезд и семязачатков. Желудь имеет кожистый околоплодник и снабжен плюской, состоящей из большого числа чешуевидных брактей. Пример — желудь дуба. У ореха околоплодник более или менее деревянистый, а плюска состоит из малочисленных листоватых брактей. Пример — плод лещины.

Очень своеобразный тип плода представляет собой к р ы л а т к а (лат. samara). Она происходит из псевдомономерного гинецея, у которого при развитии плода по краям околоплодника образуется тонкая окраина в виде крыла. *Пример — крылатка ильма.*

Иную эволюционную историю имеет с е м я н к а (лат. achenium), характерная для обширного семейства сложноцветных. Семянка представляет собой очень специализированный паракарпный плод, образованный двумя плодолистиками. Семянка содержит лишь одно семя и не вскрывается при созревании. Образуется она из нижней завязи.

Наконец, совершенно особым путем возникла з е р н о в к а (лат. caryopsis) злаков. Она представляет собой невскрывающийся односемянный плод, у которого тонкий околоплодник настолько тесно прилегает к семенной кожуре, что кажется сросшимся с ней. По всей вероятности, зерновка произошла из паракарпной коробочки.

Велико разнообразие ценокарпных сочных плодов, причем некоторые из них конвергируют с сочными апокарпными плодами. Это особенно относится к синкарпной костянке, которая, в отличие от костянки сливы и вишни или многокостянки ежевики и малины, образуется из синкарпного гинецея. У синкарпных костянок также имеется к о с т о ч к а (лат. pyren), часто очень похожая на косточку сливовых. Наиболее примитивные типы синкарпных костянок — многокосточковые, более специализированные — однокосточковые. К многокосточковым костянкам относятся, например, плоды падубовых и крушиновых. Из многокосточковых костянок возникают однокосточковые (например, у некоторых пальм). Очень редко встречается дробная костянка. Для родственного первоцветным семейства мирзиновых характерна лизикарпная костянка. Известны также паракарпные костянки.

Другим очень широко распространенным типом ценокарпного сочного плода является я г о д а (лат. bacca) и ягодообразные плоды вообще. В отличие от костянок ягода не имеет косточки. Как показали исследования русского ботаника К. К. Зажурило (1936), в анатомическом строении ягоды часто можно наблюдать остаточные структуры, указывающие на ее происхождение из коробочки. Ценокарпные ягоды бывают большей частью многосемянными и характеризуются главным образом тем, что в зрелом состоянии обладают целиком мясистым и сочным околоплодником. К этому типу относятся, например, плоды винограда, томата и некоторых других пасленовых, финиковой пальмы и многих других пальм, ландыша, вороньего глаза и пр.

К ягодообразным ценокарпным плодам относится также п о м е р а н е ц, или г е с п е р и д и й (лат. hesperidium), характерный для подсемейства цитрусовых семейства рутовых. В отличие от настоящей ягоды околоплодник у гесперидия, например у лимона, толстокожий, снаружи железистый, внутри волокнистый, а гнезда выполнены крупными мешочками с жидким соком, развивающимися из внутренней эпидермы плодолистиков.

В некоторых линиях эволюции ягоды происходят от паракарпных коробочек. Такие паракарпные ягоды наблюдаются у многих флакуртиевых, некоторых фиалковых, каперсов, страстоцвета (Passiflora), папайи и др.

Во всех перечисленных выше случаях ягоды и ягодообразные плоды образуются из верхней завязи. Но во многих случаях ягода формируется из нижней завязи. Общеизвестные примеры — брусника, черника, голубика, клюква. Особым типом ягоды, образованной из нижней завязи, является т ы к в и н а (лат. pepo) — плод, характерный для многих представителей семейства тыквенных. Тыквина представляет собой типичный паракарпный плод с сочным эндокарпием, мясистым мезокарпием и более или менее твердым экзокарпием.

Наконец, необходимо сказать несколько слов об очень своеобразном типе синкарпного сочного плода, известного под названием я б л о к а (лат. pomum). Кроме яблони, этот тип плода характерен для груши, айвы, рябины, кизильника, боярышника и родственных родов. Яблоко возникло из синкарпной многолистовки. Как показали специальные исследования, это произошло в результате обрастания многолистовки цветочной трубкой. Как цветочная трубка, так и внешние слои карпеллярной ткани становятся при созревании мясистыми, в то время как внутренние слои остаются хрящеватыми, иногда жесткими и состоят из склереид волокнистого типа, вытянутых параллельно поверхности плодолистика. У типичного яблока (как у плодов яблони) эндокарпий хрящеватый, а наружные мясистые слои плодолистика сливаются с тканью цветочной трубки. В других случаях, как, например, у плодов кизильника и боярышника, каждый плодолистик образует твердую «косточку» из одревесневшей склеренхимы.

Мы ограничились здесь лишь кратким и очень схематизированным обзором самых основных типов плодов. Данные о других типах плода, о различных видоизменениях стручка и боба или же о таких специальных типах плода, как гранатина (плод граната) и другие, читатель найдет в разделах, посвященных отдельным семействам цветковых растений.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ СЕМЯН И ПЛОДОВ

Очень редко семена прорастают на самом растении, как это наблюдается у так называемых живородящих представителей мангровых лесов. Гораздо чаще семена или плоды с заключенными в них семенами полностью теряют связь с материнским растением и начинают самостоятельную жизнь где-то в другом месте.

Часто семена и плоды падают недалеко от материнского растения и здесь же прорастают, давая начало новым растениям. Но чаще всего животные, ветер или вода уносят их на новые места, где они, если условия окажутся подходящими, могут прорасти. Так происходит расселение — необходимый этап в семенном размножении. Благодаря расселению происходит постепенное расширение площади, занимаемой данной популяцией или даже видом. Именно благодаря этому многие виды могли захватить те огромные площади, которые они занимают. Но этим не ограничивается значение расселения. Как писал еще Ч. Дарвин, оно облегчает перекрестное опыление. Кроме того, расселение дает возможность виду занимать разнообразные местообитания, что имеет большое значение для процесса образования новых популяций и рас. Благодаря расселению обогащается состав растительных сообществ и тем самым повышается разнообразие жизни. Наконец, благодаря расселению осваиваются новые территории, освободившиеся из-под воды, после пожара, вулканического извержения, а также вновь возникшие острова.

Для обозначения любых частей растения, служащих для расселения, существует очень удобный термин д и а с п о р а (от греч. diaspeiro — рассеиваю, распространяю). Употребляются также такие термины, как «пропагула», «мигрула», «диссеминула» и «гермула», а в русской литературе, кроме того, предложенный В. Н. Хитрово термин «зачаток расселения». В мировой литературе получил распространение термин «диаспора», хотя он, может быть, и не самый лучший. Основные диаспоры, с которыми мы будем иметь дело в этом разделе,— это семена и плоды, реже — целые соплодия или же, напротив, только части плода, очень редко целое растение.

Первоначально диаспорами цветковых растений являлись отдельные семена. Но, вероятно, уже на ранних этапах эволюции эта функция стала переходить к плодам. У современных цветковых растений диаспорами являются в одних случаях семена (особенно у примитивных групп), в других — плоды. У растений с вскрывающимися плодами, такими, как листовка, боб или коробочка, диаспорой является семя. Но с возникновением сочных плодов (ягод, костянок и пр.), а также нераскрывающихся сухих плодов (орешков, семянок и пр.) диаспорой становится сам плод. В некоторых семействах, например в семействе лютиковых, мы можем наблюдать оба типа диаспор.

У относительно очень небольшого числа цветковых растений диаспоры распространяются без участия каких-либо внешних агентов. Такие растения называются а в т о х о р а м и (от греч. autos — сам и choreo — отхожу, продвигаюсь), а само явление — а в т о х о р и е й. Но у подавляющего большинства цветковых растений диаспоры распространяются посредством животных, воды, ветра или, наконец, человека. Это а л л о х о р ы (от греч. allos — другой).

В зависимости от агента, участвующего в распространении семян и плодов, аллохория подразделяется на з о о х о р и ю (от греч. zoon — животное), а н т р о п о х о р и ю (от греч. anthropos — человек), а н е м о х о р и ю (от греч. anemos — ветер) и г и д р о х о р и ю (от греч. hydro — вода).

ЗООХОРИЯ

Какие только животные не принимают участия в распространении семян и плодов! К их числу относятся даже моллюски (по некоторым данным участвующие в распространении плодов адоксы — Adoxa moschatellina) и дождевые черви. На роль последних впервые указал Ч. Дарвин. Предполагают, что дождевые черви играют, в частности, роль в распространении мелких семян сапрофитных орхидных. Но из беспозвоночных животных наибольшую роль в распространении семян и плодов играют муравьи. Роль муравьев в распространении семян и плодов столь велика, что существует даже специальный термин «м и р м е к о х о р и я» (от греч. myrmex — муравей). Переходя к позвоночным, нужно упомянуть роль рыб в распространении диаспор некоторых водных и прибрежных растений, но об и х т и о х о р и и (от греч. ichthys — рыба) данных мало. Интересны наблюдения бразильского ботаника Г. Готтенберга (1978) о распространении семян и плодов некоторых тропических деревьев рыбами в бассейне реки Мадейры (приток Ама-

зонки). Он указывает 16 видов растений, семена и плоды которых распространяются в половодье рыбами. К их числу относятся некоторые анноновые, мускатниковые, тутовые, сапотовые, хризобалановые, бурзеровые, симирубовые и одна пальма. Более достоверны данные, относящиеся к пресмыкающимся. Диаспоры, распространяемые рептилиями, имеют окраску (чаще оранжево-красную) и запах. На Галапагосских островах черепахи играют определенную роль в распространении плодов некоторых кактусовых, а в умеренной флоре плоды земляники, как предполагают, первоначально могли распространяться черепахами. Распространение диаспор посредством рептилий носит название з а у р о х о р и и (от греч. sauros — ящерица). Но несравненно бóльшую роль в распространении семян и плодов играют птицы. Это явление носит название о р н и т о х о р и и (от греч. ornis — птица). Диаспоры, распространяемые птицами, характеризуются следующими особенностями: они имеют привлекательную для птиц съедобную часть (саркотеста многих семян, сочный мезокарпий костянок и пр.), различные приспособления, исключающие поедание незрелых семян и плодов (отсутствие в незрелом состоянии яркой окраски, кислый или горький вкус, твердая консистенция), твердый эндокарпий, защищающий содержимое семени от переваривания, сигнализирующую окраску зрелых диаспор, отсутствие запаха (хотя наличие запаха само по себе не отпугивает птиц). Значительную роль в распространении семян и плодов, особенно в тропических странах, играют также различные млекопитающие. Как и в случае орнитохории, семена и плоды, распространяемые млекопитающими, характеризуются съедобной частью, защитным приспособлением и сигнализирующей окраской, но, в отличие от птиц, для млекопитающих большую роль играет привлекательный запах (в отличие от птиц у большинства млекопитающих обоняние развито лучше, чем зрение).

Распространение диаспор животными может осуществляться тремя различными способами. Вероятно, древнейшим из них была э н д о з о о х о р и я (от греч. endon — внутри), которая характеризуется тем, что семена или плоды целиком поедаются, а семена, их содержимое или эндокарпий с заключенными внутри семенами проходят через пищеварительный тракт и выбрасываются неповрежденными вместе с экскрементами. Но часто животные не поедают диаспоры сразу же, а утаскивают их в гнезда или складывают где-либо в запас. При этом часть семян и плодов теряется в пути или остается почему-либо неиспользованной. Такое растаскивание диаспор животными называется с и н з о о х о р и е й (от греч. syn — вместе). Наконец, во многих случаях животные могут пассивно переносить семена и плоды, случайно прилипшие или прицепившиеся к поверхности их тела. Эту разновидность зоохории называют э п и з о о х о р и е й (от греч. epi — на, над, сверху).

Эндозоохория. К эндозоохорным диаспорам относятся семена с сочной и окрашенной саркотестой или с хорошо развитым ариллусом, многочисленные сочные плоды (костянки, ягоды и пр.), а также сочные соплодия, как соплодия видов фикуса, например, соплодия инжира. Основными агентами эндозоохории являются птицы и млекопитающие, но таковыми могут быть и другие животные, в частности черепахи. Исключительно велика в этом роль птиц. Многие плоды, неприятные нам на вкус или даже ядовитые, вполне привлекательны для птиц. Правда, у большинства птиц пища переваривается очень быстро и дефекация наступает обычно не позднее, чем через 3 ч после приема пищи (лишь в одном отмеченном в литературе случае она наблюдалась через $7^1/_2$ ч). Кроме того, далекие перелеты птицы совершают с пустым или почти пустым желудком. Однако наблюдения показывают, что имеется также немало исключений. Так, в желудке голубя, убитого недалеко от Нью-Йорка, были найдены зеленые зерновки риса, который мог произрастать не ближе чем на расстоянии 700 или 800 миль. Как указывает известный американский ботаник Шервин Карлквист в книге «Островная жизнь» (1965), этот факт противоречит предположению, что птицы всегда летят с пустым желудком. По мнению Карлквиста, существует вероятность того, что, хотя бóльшая часть съеденных семян быстро проходит через пищеварительный тракт, некоторые остаются в нем более длительное время. Далее, если птицы летят с почти пустым желудком, вероятно, что чем меньше в нем пищи, тем дольше она сохраняется. Нужно учесть также очень большую скорость полета многих птиц (особенно высокую при попутном ветре), что позволяет им за короткое время пролетать сотни километров. Ряд чисто ботанических фактов доказывает, что птицы, в частности голуби, сыграли большую роль в распространении отдельных видов растений на далекие расстояния.

Общеизвестна эндозоохорная роль грызунов и различных хищных млекопитающих, охотно поедающих сочные плоды. В помете медведя находили обильные всходы рябины и некоторых других растений с сочными плодами. В тропических странах большую роль в эндозоохорном распространении диаспор играют рукокрылые, обезьяны и многие другие млекопитающие. При этом рукокрылые подобно птицам могут распространять диаспоры на очень далекие рас-

стояния. Особенно значительна роль рукокрылых в распространении диаспор пальм, анноновых, тутовых, хризобалановых, сапотовых, анакардиевых.

Синзоохория. Основными агентами активного растаскивания диаспор являются птицы, грызуны и муравьи. Грызуны и птицы растаскивают плоды преимущественно древесных растений (деревьев и кустарников), хотя они могут разносить любые плоды, в том числе и сочные. Собственно синзоохорные плоды — это сухие плоды или плоды с засыхающим в зрелости и раскрывающимся мезокарпием, как у грецкого ореха и миндаля, а также семена с сухой и очень прочной кожурой. Они богаты питательными веществами, что служит приманкой для животных, а их твердые покровы (околоплодники, эндокарпий или семенная кожура) обеспечивают их сохранность в гнездах и кладовых. Из многочисленных птиц, участвующих в синзоохории, достаточно назвать ореховку и сойку. Последняя играет большую роль в распространении дуба. Из грызунов можно назвать белку и бурундука, а также различных мышей.

Особенно велика синзоохорная роль муравьев (мирмекохория). Многие муравьи уносят в гнезда самый разнообразный растительный материал, включая диаспоры, сортируют его, откладывают съедобные части и после ферментации их поедают. Такие муравьи мало способствуют распространению семян и плодов. Другие муравьи собирают только специализированные мирмекохорные диаспоры, обычно с прочными и гладкими покровами, но в то же время снабженными особыми придатками из паренхимных клеток, богатых маслами. Эти придатки, называемые элайосомами (от греч. elaion — масло и soma — тело) или масляными тельцами, чаще всего бывают на семенах, как у видов зимовника, чистотела, звездчатки, песчанки, первоцвета, фиалки, молочая, пролески двулистной (Scilla bifolia) и видов подснежника (Galanthus), или на плодах, как у видов перелески (Hepatica), ветреницы, лютика, незабудки, яснотки, василька и близких родов и др. Но иногда они могут образовываться и в других местах, например у основания колоска, как у видов перловника (Melica). Поэтому ясно, что по морфологической природе элайосомы очень разнообразны (имеют разное происхождение), но во всех случаях они служат приманкой для муравьев.

Мирмекохорные растения умеренной зоны северного полушария являются обычно травами, большей частью со слабыми, поникающими или даже лежачими стеблями, что облегчает доступ муравьев к семенам и плодам. Кроме того, плоды и семена обычно созревают в конце весны и в начале лета, когда муравьи особенно активны в добывании пищи. Как указывает Р. Е. Левина (1967), наиболее богаты мирмекохорами нижние ярусы широколиственных лесов. Так, по ее данным, из числа характерных видов травяного покрова ельников-зеленомошников мирмекохоры составляют 12% (из 34 видов), а в дубравах — 46% (из 24 видов). Среди мирмекохоров леса — разные виды фиалок, марьянники, копытень, ветреницы, хохлатки, медуницы, кислица, пролески и др. Мирмекохорные виды встречаются также на лугах и в степях, но здесь их меньше, чем в лесах.

Мирмекохоры нередки также в полупустынной зоне. Большой интерес представляет мирмекохория в псаммофитных формациях Араратской котловины. Для псаммофильной растительности с господством ахиллеи тонколистной (Achillea tenuifolia) очень характерно большое число муравейников. Местами муравейники занимают в совокупности очень большую площадь, превышающую по размерам окружающие участки ахиллейной формации. Жилища муравьев (в данном случае муравья-жнеца — Messor barbarus) сделаны под землей и не имеют насыпи на поверхности почвы. Поверхность муравейника имеет округлую форму (иногда несколько метров в диаметре) и отличается характерной растительностью, отдельные микрогруппировки которой расположены несколькими концентрическими кольцами. Некоторые растения, произрастающие на муравейниках, являются настоящими мирмекохорами. Особенно бросается в глаза очень красивый молочай Маршалла (Euphorbia marschalliana), на семенах которого можно видеть специальные придатки, привлекающие муравьев. Такие же придатки имеются на семянках сложноцветного олигохета (Oligochoeta divaricata). В семенах губоцветного зизифора (Ziziphora tenuior), а также некоторых других растений ясно различимы элайосомы. Затаскивая семена и плоды этих мирмекохоров в гнезда, муравьи часть из них роняют на поверхности жилища и тем самым способствуют их произрастанию здесь. Но тем не менее ксерофитные формации по числу мирмекохоров сильно уступают широколиственным лесам.

Среди мирмекохорных растений северного полушария имеются также немногочисленные древесные формы — кустарники или небольшие деревца. Это виды дендромекона (Dendromecon, сем. маковых), кроссосомы (Crossosoma, сем. кроссосомовых), кротона (Croton, сем. молочайных), улекса (Ulex, сем. бобовых), ракитника (Cytisus, сем. бобовых), истода (Polygala, сем. истодовых) и розмарина (Rosmarinus, сем. губоцветных) — растения средиземноморского маквиса и гарриги, калифорнийского чапараля и североамериканских пустынь. Совер-

шенно очевидно, что семена и плоды этих древесных растений менее доступны муравьям, чем диаспоры низких приземистых трав. Поэтому они характеризуются так называемой диплохорией (от греч. diplos — двойной), т. е. двойным способом распространения: если не удалась мирмекохория, то в запасе есть и другие способы распространения диаспор. Кроме того, элайосомы этих растений довольно твердые.

Как показали исследования норвежского ботаника Рольфа Берга (1975), наибольшее число мирмекохоров сосредоточено в Австралии (в Австралии около 1500 видов, в то время как во всех остальных странах известно лишь около 300 видов). Австралийские мирмекохоры во многом отличаются от мирмекохоров северного полушария. Это обычно древесные растения (кустарники), большей частью с твердыми, крепкими элайосомами, произрастающие, как правило, в сухих местообитаниях. У них отсутствуют многие дополнительные мирмекохорные приспособления, столь характерные для северных мирмекохоров, и в то же время очень обычна диплохория. У подавляющего большинства австралийских мирмекохоров функционирующей диаспорой является семя. По размерам семена варьируют от очень мелких, как у некоторых представителей семейства крушиновых, до очень крупных, как у некоторых бобовых (Hovea rosmarinifolia и виды Hardenbergia) и молочайных (Ricinocarpos и Homalanthus). Бо́льшая часть семян имеет твердую кожуру с гладкой темноокрашенной поверхностью. Элайосомы почти всегда представляют собой белые или светлоокрашенные придатки на диаспоре. В большинстве случаев элайосомы относительно сухие и твердые и при высыхании обычно сохраняют форму и размер, что особенно хорошо выражено у молочайных и бобовых. Однако у оперкулярии (Opercularia, сем. мареновых) и цезии (Caesia, сем. лилейных) и в меньшей степени у гиббертии (Hibbertia, сем. диллениевых) элайосомы при высыхании быстро и полностью опадают.

Одной из причин широкого распространения мирмекохории в Австралии является исключительное богатство фауны муравьев. Но, вероятно, были и другие, чисто исторические причины. Так или иначе, такое богатство и разнообразие мирмекохоров дает основание Р. Бергу делать вывод, что в южном полушарии должен был быть свой центр происхождения мирмекохории, притом центр гораздо более важный, чем в северном полушарии.

По сравнению с орнитохорией, а тем более заурохорией, мирмекохория исторически представляет собой относительно более новое явление. В отличие от орнитохории при мирмекохории диаспоры распространяются на небольшие расстояния. По наблюдениям шведского ботаника Р. Сернандера (1906, 1927), впервые начавшего широкое изучение мирмекохории, муравьи разносят диаспоры обычно в пределах 10 м и только в относительно редких случаях могут их унести на расстояние нескольких десятков метров (иногда до 70 м). Но это обстоятельство с лихвой компенсируется тем огромным количеством диаспор, которые растаскивают неисчислимые полчища муравьев. По подсчетам того же Р. Сернандера, в лесах Швеции одна колония рыжего лесного муравья может перенести за один сезон свыше 36 000 диаспор. По наблюдениям Р. Е. Левиной, у лесных мирмекохоров уносится свыше 80%, а иногда и более 90% опавших диаспор. Эти и другие наблюдения показывают, что мирмекохория обеспечивает массовое распространение диаспор и тем самым весьма эффективно способствует расселению вида.

Мирмекохория в различных ее формах представляет большой биологический интерес и все еще очень недостаточно изучена. Это один из тех вопросов биологии, где открываются широкие возможности для самостоятельных исследований начинающих натуралистов.

Эпизоохория. Диаспоры очень многих видов снабжены различного рода прицепками или выделяют клейкие вещества и благодаря этому могут прикрепляться к различным частям тела животного и таким образом распространяться иногда на довольно далекие расстояния. Виды тропического и субтропического рода пизония (Pisonia), относящегося к семейству никтагиновых, характеризуются очень клейкими плодами, которые могут прилепляться даже к перьям птиц. Благодаря этому виды пизонии широко расселились по островам Тихого океана. Плоды пизоний настолько клейкие, что иногда они могут так густо покрыть тело птиц и даже рептилий, что приведет к их гибели. В умеренной флоре клейкие диаспоры известны у плюмбаго европейского (Plumbago europaea, сем. плюмбаговых), линнеи северной (Linnaea borealis), видов шалфея, некоторых сложноцветных.

Гораздо чаще встречаются цепкие диаспоры, снабженные различного рода прицепками. Это целые плоды или отдельные плодики (мерикарпии), плоды, окруженные околоцветником или внецветковыми частями, или даже целые соплодия. Но как это ни удивительно, семян с прицепками не бывает. Цепкие диаспоры известны у самых различных семейств.

Чаще всего цепкие диаспоры цепляются к телу проходящих мимо животных и отрываются тем самым от материнского растения. Классические примеры — плоды различных

зонтичных и бурачниковых, плоды дурнишника, череды и лопуха, относящихся к семейству сложноцветных. Такие плоды могут распространяться на очень большие расстояния. Наибольшую роль в распространении цепляющихся диаспор играют млекопитающие животные и человек.

Однако эпизоохорным путем могут переноситься также диаспоры, не имеющие никаких приспособлений для прикрепления к телу животного. Хорошо известно, что многие семена и плоды могут распространяться вместе с прилипающим к телу животного илом, комочками сырой почвы и пр. Такой способ может играть очень большую роль в распространении семян и плодов многих растений, особенно болотных и прибрежных, часто пристающих к телу водоплавающих и болотных птиц.

АНЕМОХОРИЯ

Сильный ветер, особенно буря, могут способствовать распространению любых диаспор, в том числе эндозоохорных. Ветер может вырвать с корнем целое растение и перенести его на новое место.

У семян и плодов вначале не было специальных приспособлений, облегчающих распространение посредством ветра. Тогда была эндозоохория, а ветер мог играть только случайную, чисто эпизодическую роль. Но ветер является универсальным и во многих отношениях очень удобным агентом переноса диаспор. Поэтому неудивительно, что уже у самых примитивных групп цветковых растений вырабатываются специальные приспособления для анемохории. У двух самых крупных семейств цветковых растений — орхидных и сложноцветных — анемохория преобладает. Обычно анемохория более распространена в высокогорьях, степях, саваннах и пустынях, она характерна также для многих эпифитов.

Имеется множество типов анемохорных приспособлений, которые с большим трудом поддаются классификации. Следуя голландскому ботанику Л. ван дер Пэйлу (1969), мы можем разделить диаспоры анемохоров на три группы: летающие (у метеоранемохоров), катящиеся (у хамехоров) и метающие (у баллистических анемохоров). Имеются и другие классификации, например Р. Е. Левиной, но для наших целей они слишком сложные.

Среди летающих диаспор особенно многочисленны мелкие «пылевые» диаспоры, которые благодаря очень незначительной массе поднимаются даже слабыми восходящими токами воздуха и длительно парят, переносясь таким образом на далекие расстояния. Такой способ анемохории весьма эффективен для эпифитов, сапрофитов и паразитов. Поэтому мелкие как пыль семена характерны для таких семейств, как орхидные, бурманниевые, саррацениевые, непентесовые, росянковые, баланофоровые, заразиховые, норичниковые, грушанка и близкие роды из вересковых. Масса семян орхидных составляет 0,003 мг, а заразиховых — даже 0,001 мг. Неудивительно, что при таких ничтожных размерах семян число их в каждом плоде очень большое. В одной только коробочке заразихи подсолнечной развивается до 2000 семян. Довольно мелкие семена мы находим также у представителей других семейств и родов, таких, как толстянковые, некоторые гвоздичные (например, гипсолюбка), колокольчиковые, рододендрон, эвкалипт и др. Мелкие плоские семена многих из этих растений образуют естественный переход к крылатым семенам.

Другим типом летающих диаспор являются диаспоры типа воздушных шаров, или аэростатов. Аэростатическое приспособление можно наблюдать уже в семенах некоторых орхидных, но обычно оно бывает гораздо чаще у плодов и соплодий. Такие диаспоры можно наблюдать, например, у соплодий хмеля, некоторых маревых, физокарпуса, некоторых зонтичных и многих других растений.

Но гораздо чаще встречаются диаспоры с оперением или с крыльями. Такие диаспоры нередко образуются у растений открытых местообитаний, а в лесу наблюдаются главным образом у эпифитов. Оперения, включая различного рода волосовидные придатки, возникают на семенах и плодах представителей самых различных семейств и по морфологической природе очень разнородны. В одних случаях они покрывают всю поверхность семени или плода (например, у ветреницы), в других находятся у основания диаспоры, как у семян ивовых и плодов рогоза. Но, вероятно, наиболее эффективным парашютным устройством является хохолок на верхушке семян и плодов, особенно характерный для семянок сложноцветных. Наиболее совершенны перистые хохолки.

Диаспоры с плоскими крыльями могут успешно планировать. К таким планирующим диаспорам относятся крылатые семена некоторых бигнониевых, амариллисовых и диоскорейных, крылатки вяза, березы, ольхи, граба, хмеля и птерокарии. Как указывает Р. Е. Левина, их крылья слегка загнуты у основания, что придает им поперечную устойчивость. В то же время они не являются вполне симметричными относительно центра тяжести, поэтому при падении их крылья образуют некоторый угол с горизонталью, что и обусловливает поступательное движение диаспор под действием ветра.

На ином аэродинамическом принципе построены диаспоры, у которых крыло является

однобоким относительно семени и, следовательно, резко асимметричным относительно центра тяжести. Примерами могут служить орешки тюльпанного дерева (Liriodendron tulipifera), плоды айланта (Ailanthus altissima), крылатки клена и ясеня. При падении такие плоды вращаются, благодаря чему падение замедляется. Наклонное положение крыла обусловливает горизонтальный полет под действием ветра.

Особым типом анемохории является перекатывание диаспор по поверхности земли под действием ветра, что наиболее характерно для пустынь, особенно песчаных. Это так называемые анемогеохорные диаспоры. По данным Р. Е. Левиной, они бывают двух типов: типа воздушного шара и типа воздушной турбины. К первому типу относятся, например, сильно вздутые плоды пузырника, некоторых астрагалов, эремоспартона, смирновии туркестанской и др. У широко распространенной в пустынях Средней Азии осоки вздутой плод заключен в сильно вздутый замкнутый мешочек, образованный прицветниками. Плоды типа воздушной турбины шаровидны лишь по общему очертанию. К ним Р. Е. Левина относит плоды рода джузгун (Calligonum), виды которого широко распространены в пустынях, особенно песчаных, и плоды ревеня (Rheum). Плоды этих двух родов, относящихся к семейству гречишных, снабжены крыльями. Сила трения у них о почву или песок ничтожна. При любом положении плода воздушный поток ударяется в лопасть крыла, и таким образом энергия порывов ветра используется очень эффективно.

Наблюдается и целый ряд других анемохорных приспособлений, но не столь эффективных, как у диаспор типа воздушного шара и воздушной турбины. Сюда относятся, в частности, тяжелые плоды с хорошо развитыми крыльями и парашютными образованиями. Таковы, например, крылатые плоды держи-дерева (Paliurus, сем. крушиновых). Анемохорные приспособления у этих тяжелых плодов, вероятно, могут быть эффективными лишь при очень сильных порывах ветра.

В некоторых случаях ветер уносит целое растение, которое, перекатываясь по земле, распространяет таким образом диаспоры. В известном смысле диаспорой служит здесь целое растение. Хорошим примером таких перекати-поле являются некоторые однолетники — клоповник (Lepidium ruderale), рогач песчаный (Ceratocarpus arenarius), василек раскидистый (Centaurea diffusa).

Особым типом анемохоров служат так называемые ветряные баллисты, или анемобаллисты, у которых имеется механизм для разбрасывания семян, приводимый в действие порывами ветра. Хорошим примером является мак. Когда сидящие на длинных эластичных ножках коробочки мака раскачиваются ветром, они разбрасывают семена через верхушечные поры на довольно значительное расстояние. Подсчитано, что у мака снотворного (Papaver somniferum) семена могут таким образом разлетаться на расстояние до 15 м. Анемобаллисты имеются также среди представителей гвоздичных, норичниковых и некоторых других семейств.

ГИДРОХОРИЯ

Вода является мощным агентом распространения семян и плодов. Морские течения, реки и ручьи, ливневые потоки играют очень большую роль в распространении диаспор. Совершенно естественно, что в качестве постоянно действующего агента переноса вода достаточно эффективна в отношении только тех диаспор, которые снабжены специальными гидрохорными приспособлениями. Таких специализированных гидрохоров много, и они довольно разнообразны.

Основное гидрохорное приспособление — это надежная защита семени от смачивания. Другое, но менее универсальное гидрохорное приспособление — способность держаться на поверхности воды (плавучесть).

У многих водных растений, особенно у морских однодольных и видов болотника (Callitriche), плотность диаспор отнюдь не меньше плотности воды. Тем не менее в огромном большинстве случаев гидрохорные диаспоры могут свободно плавать на ее поверхности. Но у разных гидрохоров диаспоры держатся на поверхности воды неодинаково долго. Так, плодики частух и рдеста плавают в течение лишь 2—10 суток, плодики стрелолиста — до нескольких недель и даже месяцев, а плоды растений, приспособленных к распространению морскими течениями, особенно плоды некоторых пальм, держатся на поверхности воды и сохраняют всхожесть значительно дольше, иногда годами. Благодаря этому ряд гидрохорных пальм и других растений, в частности некоторые бобовые, получили пантропическое распространение.

Особым типом гидрохории является так называемый р а ф т и н г (от англ. raft — плот). Нередко в морях и океанах можно видеть небольшие «плавающие острова», оторвавшиеся от берега суши и несущие с собой различный набор растений и животных, в том числе множество диаспор. Иногда на этих дрейфующих островах можно видеть даже прямостоячие пальмы и другие растения. Такие плавучие островки часто наблюдались в Тихом океане. Есть все основания предполагать, что хотя бы некоторые из этих островков могут благополуч-

но проплыть несколько сотен километров и донести до суши небольшую часть живого материала. В литературе имеется много свидетельств о таких естественных плотах, несущих целые деревья, а также различных животных. Нет сомнений, что если бы даже эффективность рафтинга в распространении диаспор была не очень велика, то в течение многих тысячелетий, а тем более миллионов лет он должен был сыграть существенную роль в распространении диаспор на далекие расстояния. При этом важно, что на этих естественных плотах могут путешествовать не только гидрохорные, но и другие типы диаспор, за исключением, вероятно, только анемохоров.

АВТОХОРИЯ

В процессе эволюции цветковых растений выработалось много различных приспособлений, способствующих распространению диаспор без помощи посторонних агентов — животных, ветра или воды. Эти приспособления большей частью возникли на морфологической основе чисто аллохорных приспособлений. Кроме того, очень часто оба типа приспособлений бывают настолько тесно связаны, что очень нелегко провести между ними границу. Это бывает тем более сложно, что пусковой механизм некоторых типичных автохорных приспособлений приводится в действие только внешним импульсом.

Одной из наиболее обычных форм автохории является самопроизвольное осыпание семян и плодов под влиянием силы тяжести. Это так называемая б а р о х о р и я (от греч. baros — тяжесть), которая рядом авторов выделяется из автохории в самостоятельный тип. Ее можно наблюдать как у трав, так и у древесных растений. Барохория широко распространена у многих, особенно «сорничающих», злаков. Хорошо известны ломкие, распадающиеся колосья дикорастущих видов пшеницы и видов очень близкого к пшенице рода эгилопс, опадающие прямо на месте произрастания. Наличие специальных приспособлений, облегчающих опадание семян и плодов, имеется у целого ряда сорных растений. Однако следует иметь в виду, что барохория у этих растений часто сочетается с мирмекохорией и анемохорией.

Барохория наблюдается также у ряда лесных растений. Одним из лучших примеров являются тяжелые плоды видов конского каштана, плоды каштана, дуба и близких родов, а также крупные, тяжелые семена ряда тропических бобовых, особенно семена южноамериканской моры (Mora excelsa), достигающие размера 12 × 7 см (самые крупные из известных семян). К типичным барохорам относятся представители тропического семейства диптерокарповых. Разросшиеся при плодах чашелистики служат у них стабилизаторами, а не летательным приспособлением. У всех этих растений барохория не является единственным способом распространения диаспор, обычно в большей или меньшей степени она сочетается с различными формами синзоохории, а также случайной гидрохории.

Барохория хорошо известна у ряда мангровых растений, таких, как ризофора и некоторые другие роды. В этом случае барохория обычно сочетается также с гидрохорией, в противном случае мангры не могли бы получить столь широкое распространение в тропических странах.

Значительно более разнообразны типы собственно автохории. Следуя Л. ван дер Пэйлу (1969), автохорные растения в узком смысле слова (он исключает барохорию) можно подразделить на две группы по способу распространения диаспор: баллисты и растения с ползучими диаспорами.

Очень интересны баллисты. Имеется много растений, у которых активное разбрасывание происходит в результате напряжения в мертвых тканях, входящих в состав околоплодника. Это легко наблюдать в раскрывающихся зрелых бобах многих бобовых, в том числе гороха. У некоторых древесных бобовых (например, у Bauhinia purpurea) семена отбрасываются на расстояние до 15 м. С ними может соревноваться знаменитая неотропическая хура трескающаяся (Hura crepitans) из семейства молочайных, разбрасывающая семена в радиусе около 14 м. Аналогичный механизм активного разбрасывания семян известен у другого тропического американского рода — гевеи (Hevea), относящегося к тому же семейству молочайных, у целого ряда других двудольных растений, включая самшит, некоторые виды фиалки и герани и др., а также у однодольного растения альстромерии (Alstroemeria). У фиалок после раскрывания коробочки семена выталкиваются благодаря сжиманию створок в зоне плацент.

Еще более распространены баллисты, у которых плоды раскрываются в результате возрастающего напряжения в живых тканях. Общеизвестным примером может служить кислица, у которой под наружным слоем семенной кожуры залегает слой клеток, богатых сахаром, которые к моменту созревания семян сильно набухают. В результате этого в определенный момент наружный слой семенной кожуры разрывается и с силой выбрасывает семена из раскрывшейся коробочки. Другой хорошо известный пример — недотрога, у которой при созревании плода возникает напряжение в живых клетках околоплодника, что и приводит к его внезапному разрыву. Упомянем также

другой классический пример активного баллиста — бешеный огурец (Ecballium elaterium, сем. тыквенных), в зрелом плоде которого создается высокий тургор, поэтому, когда плод отрывается от плодоножки, через образующееся на его нижнем конце отверстие содержимое вместе с семенами с силой выбрасывается наружу. Аналогичный механизм наблюдается у неотропического тыквенного — циклантеры взрывающейся (Cyclanthera explodens).

Весьма своеобразны также ползучие диаспоры, примеров которых можно привести очень много. Гигроскопические щетинки многих диаспор в зависимости от чередования влажной и сухой погоды могут совершать гигроскопические движения, в результате чего семена или плоды проползают по земле некоторое расстояние. Это наблюдается у некоторых злаков (например, у видов эгилопса), у многих бобовых, ворсянковых, сложноцветных и некоторых других растений. Такое приспособление очень хорошо выражено у крупины обыкновенной (Crupina vulgaris) и некоторых родственных родов. Приспособление к ползанию часто сочетается с анемохорией и особенно с мирмекохорией. При порывах ветра семянки крупины могут эффективно передвигаться только в направлении, противоположном щетинкам хохолка. Если ветер дует с противоположной стороны, то щетинки хохолка, упираясь в землю, будут задерживать движение семянки. Поэтому, в отличие от баллистов, ползающие диаспоры можно лишь условно включать в группу автохоров. Автохория здесь частичная.

ЧЕЛОВЕК КАК АГЕНТ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СЕМЯН И ПЛОДОВ

На протяжении большей части биологической истории зоологический вид человек разумный (Homo sapiens) был всего лишь одним из агентов зоохории. Но с началом развития цивилизации, с возникновением земледелия и скотоводства человек стал по существу новым агентом распространения диаспор, во многом сильно отличающимся от обыкновенных агентов зоохории, в том числе и от остальных приматов. Великие переселения народов, войны, путешествия, торговые связи были мощным фактором в распространении не только семян и плодов, но и корневищ, клубней, луковиц и целых живых растений. А н т р о п о х о р и и посвящено много работ, и она продолжает интенсивно изучаться. Воздействие человека на расселение растений продолжалось столь длительное время, что перед ботаниками очень часто встает вопрос, насколько естественно произрастание того или иного вида в данной стране. К сожалению, во многих случаях человек как агент разноса диаспор играл отрицательную роль. Речь идет о невольном, обычно совершенно бессознательном распространении сорных и вообще вредных растений. Но эта тема лежит уже вне рамок «Жизни растений».

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Представляют ли цветковые растения одну большую естественную группу, происходящую от одного общего корня, или они состоят из нескольких или даже многих независимых линий развития, имеющих происхождение от разных предков? Исключительно большое разнообразие внешней формы и внутреннего строения цветковых растений (сравнить только ряску с дубом!) иногда дает повод к предположению о независимом происхождении разных групп цветковых от разных голосеменных предков, а иногда даже от разных отделов высших растений. Однако эта идея так называемого полифилетического происхождения цветковых растений противоречит современным данным об их строении, развитии и систематике. Общность происхождения всех известных нам цветковых растений убедительно доказывается прежде всего множеством общих внешнеморфологических, анатомических и эмбриологических признаков между представителями самых различных семейств и порядков, в том числе и таких признаков, которые не связаны между собой в онтогенезе и в процессе эволюции. Общность происхождения доказывается, в частности, общностью для цветковых растений тройного слияния с образованием характерного только для них триплоидного эндосперма. За естественность отдела цветковых растений, за его происхождение от общего предка говорят также данные современной систематики. Даже самые своеобразные и в систематическом отношении кажущиеся совершенно обособленными цветковые растения, как знаменитая австралийская казуарина и внешне похожий скорее на гриб паразитный род баланофора, связаны с теми или иными группами через промежуточные звенья. Все те группы, которые кажутся стоящими совершенно изолированно и внушают мысль, особенно людям, недостаточно знакомым с миром цветковых растений в целом, о независимом, полифилетическом происхождении, при ближайшем исследовании и более широком сравнении с другими группами рано или поздно находят себе естественное место в системе отдела цветковых. Поэтому среди систематиков, занимающихся разработкой системы всего отдела цветковых растений, в настоящее время уже нет сторонников их полифилетического происхождения. Интересно, что точка зрения систематиков подтверждается новейшими дан-

ными молекулярной биологии, в частности изучением последовательности аминокислот в дыхательном ферменте цитохроме *C*.

Таким образом, по мнению современных систематиков, цветковые растения произошли от одного общего корня, или, как иногда говорят, имеют монофилетическое происхождение. «Но кто же были в таком случае предки цветковых растений?» — спросит нас читатель. К сожалению, на этот вопрос пока еще нет вполне удовлетворительного ответа. При этом нам гораздо легче сказать, от каких групп растений цветковые заведомо не могли произойти, чем от какой они могли возникнуть.

Как мы уже знаем, в растительном мире цветковые занимают приблизительно такое же место, какое занимают млекопитающие в мире животных. Обе группы занимают самое высокое положение на эволюционной лестнице. Но среди ныне живущих млекопитающих сохранились такие, по выражению Ч. Дарвина, «живые ископаемые», как обитающие в Австралии, на Тасмании и Новой Гвинее утконос и ехидна — яйцекладущие животные, относящиеся к древнейшей группе однопроходных, или клоачных, млекопитающих. В строении скелета, кровеносной системы, органов зрения и обоняния этих архаичных животных имеется ряд черт, сближающих их с рептилиями. Известный американский палеонтолог Дж. Дж. Симпсон (1967) считает, что утконос и ехидна являются млекопитающими «скорее по определению, чем по происхождению». По его мнению, они, возможно, представляют собой сильно видоизмененных терапсидных рептилий. Цветковые растения оказались более изолированными в систематическом отношении, чем млекопитающие. Среди них нет ни одного рода, о котором можно было бы сказать, что он занимает промежуточное положение между цветковыми и какими-нибудь другими отделами высших растений.

По совокупности признаков и в первую очередь по наличию семени цветковые относительно наиболее близки к голосеменным, с которыми читатель уже достаточно хорошо знаком по предыдущему тому «Жизни растений». Но, к сожалению, ни одно из ныне живущих голосеменных растений не обнаруживает сколько-нибудь близкого родства с цветковыми и тем более не может рассматриваться в качестве их возможного предка. Среди вымерших голосеменных относительно наиболее сходны с цветковыми беннеттитовые — единственная известная науке группа голосеменных, у большинства представителей которой стробилы были обоеполые. Поэтому в прошлом беннеттитовые неоднократно выдвигались в качестве возможных предков цветковых растений. Однако теперь уже совершенно ясно, что, несмотря на поверхностное сходство между обоеполым стробилом беннеттитовых и цветком магнолии и родственных ей растений, имеются глубокие различия, свидетельствующие о том, что эволюция цветка и стробила беннеттитовых с самого начала шла в разных направлениях. У всех остальных голосеменных, у которых мега- и микроспорофиллы собраны в стробилы, эти последние однополые.

Но не могли ли цветковые растения произойти от наиболее примитивных голосеменных — семенных папоротников, у которых, как известно, стробилов еще не было? В настоящее время ряд ботаников, занимающихся вопросом о происхождении цветковых растений, приходят к выводу, что неизвестные пока еще нам непосредственные предки цветковых растений были, вероятно, тесно связаны с семенными папоротниками и, возможно, представляли собой одну из ветвей этой примитивной группы. Одним из веских доводов в пользу вероятности происхождения цветковых растений от семенных папоротников является так называемый внешний интегумент семязачатков. Как читатель знает уже об этом из раздела о строении семязачатка, по мнению ряда ботаников, внешний интегумент произошел скорее всего из так называемой купулы, которая была характерна для некоторых более подвинутых групп семенных папоротников, таких, как медуллозовые, користоспермовые и кейтониевые.

Таким образом, вопрос о предках цветковых растений все еще не вышел за рамки более или менее правдоподобных гипотез. Осадочные горные породы упорно хранят молчание, и пока нет намеков на возможность скорого разрешения этой проблемы. Более того, если даже в один прекрасный день будут фактически найдены ископаемые остатки предков цветковых растений, есть очень большая опасность, что мы далеко не сразу сможем установить их родственную связь с цветковыми. Очень важно, чтобы были открыты не только остатки вегетативных частей и не только пыльцевые зерна или изолированные от растения семена или даже плоды, но и цветок со всеми его основными органами. Но в геологических отложениях остатки цветков встречаются значительно реже, чем другие более стойкие к разрушению части растения. Тем не менее такие находки иногда делаются, и не исключено, что когда-нибудь будет найдено некое архаическое цветкоподобное образование, которое ботаники сочтут возможным истолковать как архетип цветка.

Каков геологический возраст цветковых растений? В научной литературе время от времени появлялись сенсационные сообщения об от-

крытии домеловых (юрских и даже более древних) цветковых растений. Однако ни одно из этих сообщений не подтвердилось. Самые древние из вполне достоверных остатков цветковых растений датируются нижнемеловой эпохой. Они известны из отложений, возраст которых оценивается около 120 млн. лет (барремский век). Как показали современные исследования, раннемеловые цветковые растения были не столь разнообразны, как казалось раньше. Выяснилось, в частности, что пыльцевые зерна у самых ранних цветковых растений были однобороздные, т. е. примитивного типа, а листья были представлены ограниченным числом типов и обычно характеризовались общей неупорядоченностью всей системы жилкования (неодинаковые размеры и форма участков между вторичными жилками, неупорядоченное ветвление и слабая дифференциация третичных жилок и жилок высших порядков). Тем самым отпадает необходимость в предположении, неоднократно высказывавшемся ранее многими авторами, что цветковые растения произошли до мелового периода, по мнению некоторых, даже в триасе или пермо-карбоне. Так как по современной геохронологии меловой период начинался 135 млн. лет назад, то даже при допущении, что предыстория цветковых продолжалась не менее 10 млн. лет, нет никакой необходимости относить их происхождение к домеловому периоду. Поэтому ряд современных авторов (Д. Акселрод, Н. Хьюз, Дж. Дойл и Л. Хикки и др.) отвергают возможность домелового происхождения цветковых растений. К сожалению, нет достаточных данных о плодах и семенах раннемеловых цветковых, но, даже если подтвердится, что они относятся к специализированным семействам, времени для дифференциации цветковых растений от начала мелового периода до барремского века было вполне достаточно.

В раннем мелу цветковые растения играли лишь ничтожную роль в растительном покрове Земли и встречались довольно редко. Однако к концу альба, т. е. в середине мелового периода (приблизительно 100 млн. лет назад), происходит одно из наиболее глубоких и резких изменений растительного мира суши и цветковые растения за сравнительно короткий промежуток геологического времени, исчисляемого несколькими миллионами лет, широко распространяются по всему земному шару и быстро достигают Арктики и Антарктики. Одним из основных условий их быстрого распространения была, вероятно, их высокая эволюционная пластичность, что выражается в необычайном разнообразии многочисленных приспособлений к самым различным экологическим условиям. Все другие представители нижнемеловой флоры отличались, по-видимому, значительно меньшей приспособляемостью к быстро изменяющимся экологическим условиям. Чрезвычайно большое значение для быстрой эволюции и широкого массового расселения цветковых растений имели насекомые как опылители и птицы как агенты распространения семян, а затем и плодов. В результате быстрой адаптивной радиации цветковые растения оказались способными к образованию большого разнообразия сообществ, входящих в состав самых различных экосистем. В отличие от голосеменных, среди которых неизвестны настоящие травянистые формы, у цветковых, притом в самых различных линиях эволюции, возникло очень большое разнообразие трав, в том числе много эпифитных форм. Цветковые оказались единственной группой растений, способной к образованию сложных многоярусных сообществ, состоящих главным образом, а иногда почти исключительно, из самих цветковых. Возникновение таких сложных многоярусных сообществ не могло не способствовать как более интенсивному и полному использованию среды, так и более успешному завоеванию новых территорий и колонизации новых местообитаний.

Но где, в какой области земного шара находится прародина цветковых растений? Еще Ч. Дарвин в письме к известному швейцарскому палеонтологу О. Хееру (1875) высказал предположение, что цветковые растения «должны были широко развиваться в какой-то изолированной области, откуда им благодаря географическим переменам удалось, наконец, вырваться и быстро распространиться по свету». На основании анализа географического распространения и филогенетических отношений наиболее примитивных групп ныне живущих цветковых растений еще в 1957 г. А. Тахтаджян высказал предположение, что эта изолированная область находилась где-то в Юго-Восточной Азии, и это было принято также известными американскими ботаниками Р. Торном (1963, 1976) и А. Смитом (1970, 1973). Наиболее вероятной областью формирования и первичным центром расселения цветковых является территория юго-восточной части материка Лавразия, которая соответствовала юго-восточной части Китая, полуострову Индокитай, полуострову Малакка, Филиппинским островам (или только их южной части) и части Больших Зондских островов (часть Суматры, Калимантан, Сулавеси). В поздней юре и в раннем мелу это был полуостров или, может быть, архипелаг (иногда называемый Землей Сунда), который посредством цепи островов, возможно, был более или менее связан с Гондваной через Новую Гвинею. Из этой полуизолированной территории цветковые растения распространялись как

в Гондвану (сначала в ту часть Гондваны, которая соответствует Новой Гвинее, Австралии и Новой Каледонии), так и в Катазию и далее в другие области Лавразии. Миграция ранних цветковых в Северо-Восточную Гондвану, вероятно, произошла очень рано и там до сих пор сохранились некоторые чрезвычайно архаические формы (особенно в Новой Гвинее, Восточной Австралии, Новой Каледонии и на островах Фиджи). Не исключена даже возможность, что родина цветковых растений находилась скорее в Северо-Восточной Гондване (Меланезии и Австралазии), чем на Земле Сунда. Гораздо менее вероятно предположение о Западной Гондване (Южной Америке вместе с Африкой) как о родине цветковых растений, выдвинутое П. Рейвеном и Д. Акселродом в 1974 г. Против гипотезы происхождения цветковых растений в Юго-Восточной Азии или в Меланезии и Австралазии обычно делаются возражения (например, Дж. Л. Стеббинсом, 1974), что это скорее центр сохранения (музей «живых ископаемых») примитивных цветковых, чем первичный центр их расселения. Но вероятность того, что это первичный центр формирования и расселения цветковых растений, подтверждается следующим: 1. Несмотря на то что в обширных областях Западной Гондваны (в Африке и особенно в Южной Америке) мезофитная тропическая лесная флора сохранилась достаточно хорошо и в очень большом разнообразии форм, в Юго-Восточной Азии и соседних областях сохранилось наибольшее число примитивных форм, гораздо больше, чем в Америке и особенно в Африке. 2. В тех случаях, когда примитивные группы сохранились как в Юго-Восточной Азии и соседних областях, так и на территории, соответствующей Западной Гондване, в Западной Гондване они представлены в меньшем разнообразии и более подвинутыми представителями. Так, примитивные семейства магнолиевых и винтеровых отсутствуют в Африке (и только очень специализированный монотипный род Takhtajania из винтеровых встречается на Мадагаскаре), а в Америке представлены меньшим числом родов (3 рода из 12 родов магнолиевых и 1 род винтеровых) и видов и менее примитивными таксонами, чем в Юго-Восточной Азии и соседних областях. 3. В Юго-Восточной Азии и соседних областях произрастает не только много примитивных семейств, но и наиболее примитивные представители многих более подвинутых семейств и родов, как двудольных, так и однодольных.

Сравнительное изучение примитивных ныне живущих цветковых растений позволяет также делать некоторые выводы об облике и некоторых морфологических особенностях ранних цветковых растений. Ни одно из ныне живущих цветковых не обладает всеми примитивными признаками, так как все, даже относительно самые примитивные таксоны, специализировались в том или ином направлении. Однако, суммируя все наиболее архаические признаки, рассеянные среди магнолиевых, винтеровых, дегенериевых и других примитивных семейств, можно с определенной степенью вероятности воссоздать некоторые черты ранних цветковых растений. Можно с достаточной уверенностью утверждать, что это были древесные растения (Ч. Джеффри, 1899, 1917), скорее всего небольшие деревья (Х. Халлир, 1901, 1912) или, быть может, даже кустарники. Этот вопрос трудно решить сколько-нибудь уверенно, так как среди современных примитивных покрытосеменных встречаются как относительно высокие деревья, так и кустарники (виды тасмании и эвпоматии). Но если правильна гипотеза, что цветковые произошли в условиях экологического стресса, то это скорее всего должны были быть небольшие кустарники, но не полукустарники, как думает Стеббинс (1974), так как полукустарники — это, несомненно, вторичная жизненная форма. Ксилема была лишена сосудов. Листья были вечнозеленые (как почти у всех голосеменных), очередные, вероятно, более или менее ксероморфные, с перистым жилкованием и парацитными устьицами (с побочными клетками, расположенными по обе стороны от замыкающих клеток, параллельно их длинной оси). Цветки ранних цветковых были, вероятно, в примитивных верхоцветных соцветиях. Они были обоеполые, с умеренно удлиненным цветоложем, на котором в спиральном порядке располагались чашелистики, тычинки и плодолистики. Первоначально цветки были, вероятно, лишены лепестков, которые возникли позднее, главным образом из тычинок. Цветки опылялись насекомыми, скорее всего жуками. Пыльцевые зерна были однобороздные, с гладкой экзиной и еще без характерного для цветковых растений столбикового слоя в эктэкзине. Семена были, вероятно, с сильно развитым слоем из живых паренхимных клеток и распространялись птицами. Плоды представляли собой многолистовку. Если бы этот гипотетический первичный тип цветкового растения сохранился (или был бы найден в ископаемом состоянии), то систематики отнесли бы его скорее всего к порядку магнолиевых.

По всем данным, эволюция цветковых с самого начала происходила путем широкой адаптивной радиации и шла очень быстрыми темпами, что объясняется как экологическими, так и генетическими и цитогенетическими факторами (в частности, большой ролью хромосомных перестроек и полиплоидизации). В результате

уже к середине мелового периода цветковые достигли очень большого разнообразия форм и оказались приспособленными к самым различным экологическим условиям, к возрастающему разнообразию экологических ниш. К этому времени уже возникли все основные систематические группы цветковых растений вплоть до многих родов. Начиная с середины мелового периода цветковые занимают доминирующее положение.

КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Первые попытки классификации цветковых растений, как и растительного мира вообще, были основаны на немногих, произвольно взятых, легко бросающихся в глаза внешних признаках. Это были чисто искусственные классификации, в которых в одной группе оказывались вместе часто очень далекие в систематическом отношении растения. Начиная с первой искусственной системы итальянского ботаника Андреа Чезальпино (1583), было предложено несколько искусственных классификаций растительного мира, включая цветковые растения. Венцом периода искусственных классификаций была знаменитая «половая система» великого шведского натуралиста Карла Линнея (1735). В основу классификации Линней положил число тычинок, способы их срастания, а также распределение однополых цветков. Он разделил все семенные растения (цветковые и голосеменные) на 23 класса, а к 24-му классу отнес водоросли, грибы, мхи и папоротники. Вследствие крайней искусственности классификации Линнея в один и тот же класс попали роды самых разных семейств и порядков, а, с другой стороны, роды, бесспорно, естественных семейств, например злаков, нередко оказывались в разных классах. Несмотря на эту искусственность, система Линнея была в практическом отношении очень удобна, так как давала возможность быстро определять род и вид растения, благодаря чему оказалась доступной не только специалистам, но и любителям ботаники. Вместе с тем Линней усовершенствовал и утвердил в ботанике и зоологии биноминальную (бинарную) номенклатуру, т. е. обозначение растений и животных двойным именем — по роду и виду. Это сделало систему Линнея еще более удобной для ее использования.

Поворотным пунктом в развитии систематики цветковых растений была книга французского натуралиста Мишеля Адансона «Семейства растений» (1763—1764). Он считал необходимым использовать для классификации растений максимально возможное число разных признаков, придавая всем признакам одинаковое значение. Но еще большее значение для систематики цветковых растений имела книга французского ботаника Антуана Лорана Жюсьё (1789), озаглавленная «Роды растений, расположенные согласно естественному порядку». Он разделил растения на 15 классов, в пределах которых различал 100 «естественных порядков». Жюсьё дал им описания и названия, большинство из которых сохранилось до настоящего времени в ранге семейств. Грибы, водоросли, мхи, папоротники, а также наядовые объединялись им под названием бессемядольных (Acotyledones). Семенные растения (без наядовых) он разделил на однодольные (Monocotyledones) и двудольные (Dicotyledones), отнеся к последним также и хвойные.

В XIX в. наибольшее значение имела система швейцарского ботаника Огюстена Пирама де Кандолля (1813, 1819). Он начал издавать обозрение всех известных видов цветковых растений, названное им «Продромус естественной системы царства растений» (от греч. prodromos — предтеча). Это важнейшее в истории систематики растений издание начало выходить в 1824 г. и было закончено его сыном Альфонсом в 1874 г. Многие ботаники продолжали разрабатывать систему де Кандолля, внося в нее более или менее существенные изменения. Логическим завершением всех этих исследований была система английских ботаников Джорджа Бентама и Джозефа Хукера, опубликованная ими в капитальном издании «Роды растений» (Genera plantarum) в 1862—1883 гг. Это был значительно улучшенный вариант системы де Кандолля. Хотя система Бентама и Хукера появилась после выхода в свет «Происхождения видов» Чарлза Дарвина и оба они поддерживали идеи Дарвина, сама система была основана на додарвиновских представлениях о виде.

Зачатки эволюционной, или филогенетической, систематики растений существовали еще до переворота, произведенного Дарвином в биологии. Но развитие филогенетической (генеалогической) систематики фактически началось лишь после выхода в свет «Происхождения видов». Дарвин утверждал, что «всякая истинная классификация есть генеалогическая». Он считал, что в зависимости от «размера изменений, пройденных разными группами» в процессе эволюции, они размещаются по разным родам, семействам, порядкам, классам и пр., а сама система представляет собой «генеалогическое распределение существ, как в родословном дереве». Позже в своей книге о происхождении человека (1874) Дарвин писал, что всякая система «должна быть, насколько это возможно, генеалогической по своей классификации, т. е. потомки одной и той же формы

должны быть объединены в одну группу, в отличие от потомков любой другой формы; но если родительские формы родственны, также родственны будут и потомки, а две группы при объединении составят более обширную группу». Таким образом, он приравнял «родство» (термин, употреблявшийся в ином смысле авторами «естественных» систем) к эволюционным взаимоотношениям, а систематические группы — к ветвям и веточкам родословного дерева. Систему иерархических взаимоотношений таксонов разных категорий он считал результатом эволюции, что было принципиально новым подходом к систематике и ее задачам.

В XIX в. было много попыток построить систему цветковых растений со стороны ботаников, принимавших эволюционное учение. Особенно широкую известность получили системы, созданные рядом немецких ботаников, среди которых особенно широкую известность и признание получила система А. Энглера. Однако существенным недостатком всех этих систем было смешение двух понятий — простоты и примитивности. Не учитывалось то обстоятельство, что простое строение цветка, например строение цветка казуарины, дуба или ивы, может быть не первичным, а вторичным. Игнорировалось значение редукции и вторичного упрощения, что, как мы уже знаем, имело большое значение в эволюции цветка, особенно у анемофильных растений. Поэтому эти системы, в том числе систему Энглера, нельзя назвать филогенетическими.

Еще в 1875 г. известный немецкий ботаник и натурфилософ Александр Браун выдвинул некоторые фундаментальные идеи, предвосхитившие на несколько десятилетий основные принципы филогенетической систематики цветковых растений. Он пришел к выводу о примитивности цветков магнолиевых и родственных семейств и вторичности безлепестных и однополых цветков, которые его современники, а ранее и он сам, считали примитивными. Простоту этих цветков он считал вторичной, результатом упрощения. Брауну принадлежит афоризм: «В природе, как и в искусстве, простое может быть самым совершенным». Таким образом, Браун ясно понимал, что есть два типа простоты строения: простота первичная, какую мы видим у действительно древних, примитивных форм, и простота вторичная, достигнутая в результате упрощения, как в цветке казуарины. Однако Браун вскоре (в 1877 г.) скончался, не осуществив реформы системы цветковых растений на основе сформулированных им принципов. Аналогичные идеи были высказаны также немецким ботаником Карлом Вильгельмом Негели (1884) и французским палеоботаником Гастоном де Сапорта (1885). Но оба эти выдающихся ботаника не были систематиками и не задавались целью построения эволюционной системы цветковых растений. Честь реформы классификации цветковых растений на новых началах принадлежит американскому ботанику Чарлзу Бесси и немецкому ботанику Хансу Халлиру. Их первые работы по системе цветковых растений появились в 1893 г. (Бесси) и 1903 г. (Халлир), но наиболее полный обзор системы Халлира был опубликован в 1912 г., а Бесси — в 1915 г.

В первой половине XX в. появился целый ряд новых систем цветковых растений, построенных на принципах, сформулированных Бесси и Халлиром. Из числа этих систем следует упомянуть систему профессора Петроградского университета Христофора Гоби (1916) и систему английского ботаника Джона Хатчинсона (1926, 1934). Во второй половине XX в. появляются системы А. Л. Тахтаджяна (1966, 1970, 1978), американских ботаников Артура Кронквиста (1968) и Роберта Торна (1968, 1976), датского ботаника Рольфа Дальгрена (1975, 1977) и ряд других систем.

Современная классификация цветковых растений основана на синтезе данных самых различных дисциплин, в первую очередь данных сравнительной морфологии, в том числе морфологии и анатомии репродуктивных и вегетативных органов, эмбриологии, палинологии, органеллографии и цитологии. Наряду с использованием классических методов морфологии растений с каждым днем все шире применяется электронный микроскоп, как сканирующий, так и трансмиссионный, что позволяет взглянуть на ультраструктуру многих тканей и клеток, включая пыльцевые зерна. В результате возможности сравнительно-морфологических исследований бесконечно расширились, что, в свою очередь, обогатило систематику ценным фактическим материалом для построения эволюционной классификации. В частности, большое значение начинает приобретать сравнительное изучение клеточных органелл, например изучение ультраструктуры пластид в протопласте ситовидных элементов (работы Х. Д. Бэнке). Возрастающее значение приобретают также методы современной биохимии, особенно химии белков и нуклеиновых кислот. Начинают широко применяться серологические методы. Наконец, расширяется также применение математических методов и особенно компьютерной техники.

Отдел *цветковые растения*, или *магнолиофиты*, подразделяется на два класса: *магнолиопсиды*, или *двудольные* (Magnoliopsida, или Dicotyledones), и *лилиопсиды*, или *однодольные* (Liliopsida, или Monocotyledones). Основные различия между ними показаны на таблице (с. 109).

ОСНОВНЫЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ДВУДОЛЬНЫМИ И ОДНОДОЛЬНЫМИ

Двудольные	Однодольные
1	2
Зародыш обычно с двумя семядолями, которые, как правило, прорастают надземно. Иногда зародыш с одной семядолей (например, у чистяка, видов хохлатки и некоторых зонтичных); редко зародыш с тремя-четырьмя семядолями (роды дегенерия и идиоспермум). Семядоли обычно с тремя главными проводящими пучками.	Зародыш с одной семядолей, которая в большинстве случаев прорастает подземно. Семядоли обычно с двумя главными проводящими пучками.
Листья обычно с перистым или реже пальчатым жилкованием, иногда жилкование дуговидное или параллельное; обычно имеются свободные концы жилок (жилкование незамкнутое). Черешок обычно ясно выражен, и листья редко имеют влагалищное основание. Листовых следов обычно один — три, иногда больше.	Листья обычно с так называемым параллельным жилкованием, т. е. с более или менее параллельным расположением главных жилок, соединяющихся, однако, между собой короткими боковыми жилочками; реже жилкование дуговидное и очень редко пальчатое или перистое; свободных концов жилок, как правило, не бывает (жилкование обычно замкнутое). Листья обычно не расчленены на черешок и пластинку, часто с влагалищным основанием. Число листовых следов обычно большое.
Предлистья (профиллы), т. е. самые нижние, недоразвитые листья боковых вегетативных побегов и соответствующие им прицветнички (брактеоли), обычно парные и расположены латерально (за исключением некоторых примитивных групп, таких, как аннтоновые, кирказоновые, нимфейные и виды лютика, у которых они непарные и расположены вентрально).	Предлистья и брактеоли непарные (одиночные) и расположены на вентральной (брюшной) стороне побега или реже парные и расположены латерально (водокрасовые, наядовые, многие представители порядка лилейных и семейств осоковых и злаков).
Проводящая система стебля обычно состоит из одного кольца проводящих пучков, как правило, с камбием (камбий отсутствует у некоторых семейств, в том числе у всех представителей порядка нимфейных). Во флоэме обычно имеется паренхима (отсутствует у некоторых семейств, в том числе у кирказоновых и лютиковых). Кора и сердцевина обычно хорошо дифференцированы.	Проводящая система стебля обычно состоит из многих отдельных пучков или иногда из двух или большего числа колец проводящих пучков; проводящие пучки обычно лишены камбия (но остаточный пучковый камбий наблюдается у представителей ряда семейств, в том числе у рода красоднев, или гемерокаллис). Во флоэме нет паренхимы. Обычно нет ясно дифференцированных коры и сердцевины.
Первичный (зародышевый) корешок обычно развивается в главный корень, от которого отходят более мелкие вторичные (боковые) корни (но у многих травянистых форм корневая система мочковатая). Чехлик и эпидерма имеют в онтогенезе общее происхождение (за исключением порядка нимфейных).	Первичный корешок рано отмирает, заменяясь системой адвентивных (придаточных) корней, обычно образующих мочковатую корневую систему. Чехлик и эпидерма имеют в онтогенезе разное происхождение.
Древесные или травянистые растения (травянистые растения возникли из древесных). Иногда вторичные древовидные формы, как, например, саксаул.	Обычно травы, иногда вторичные древовидные формы (как, например, пальмы). Первично древесные растения отсутствуют.
Цветки 5- или реже 4-членные и лишь у некоторых, преимущественно примитивных, групп бывают 3-членные (например, у анноновых и кирказоновых).	Цветки обычно 3-членные, иногда 4- или 2-членные, но никогда не бывают 5-членными.
Нектарники разных типов, часто представляют собой видоизмененные тычинки, редко бывают септальными.	Нектарники преимущественно септальные, т. е. расположены на перегородках завязи.
При делениях материнской клетки микроспор клеточные перегородки закладываются преимущественно по симультанному типу.	При делениях материнской клетки микроспор клеточные перегородки закладываются преимущественно по сукцессивному типу.
Оболочка пыльцевых зерен обычно трехбороздная или производных от нее типов (однобороздная только у немногих примитивных групп).	Оболочка пыльцевых зерен обычно однобороздная или производных от нее типов (чаще всего однопоровая), но никогда не бывает трехбороздной.
Эндосперм целлюлярный или нуклеарный, редко гелобиальный.	Эндосперм гелобиальный или нуклеарный, очень редко целлюлярный.

Как хорошо видно из этой таблицы, нет ни одного признака, который служил бы резким различием между двумя классами цветковых растений. Эти классы различаются, в сущности, только комбинацией признаков. Они еще не настолько сильно разошлись в процессе эволюции, чтобы можно было разграничить их по одному какому-нибудь признаку. Тем не менее систематики, как правило, с легкостью устанавливают принадлежность того или иного растения к одному из этих классов. Затруднения вызывают только нимфейные и близкие семей-

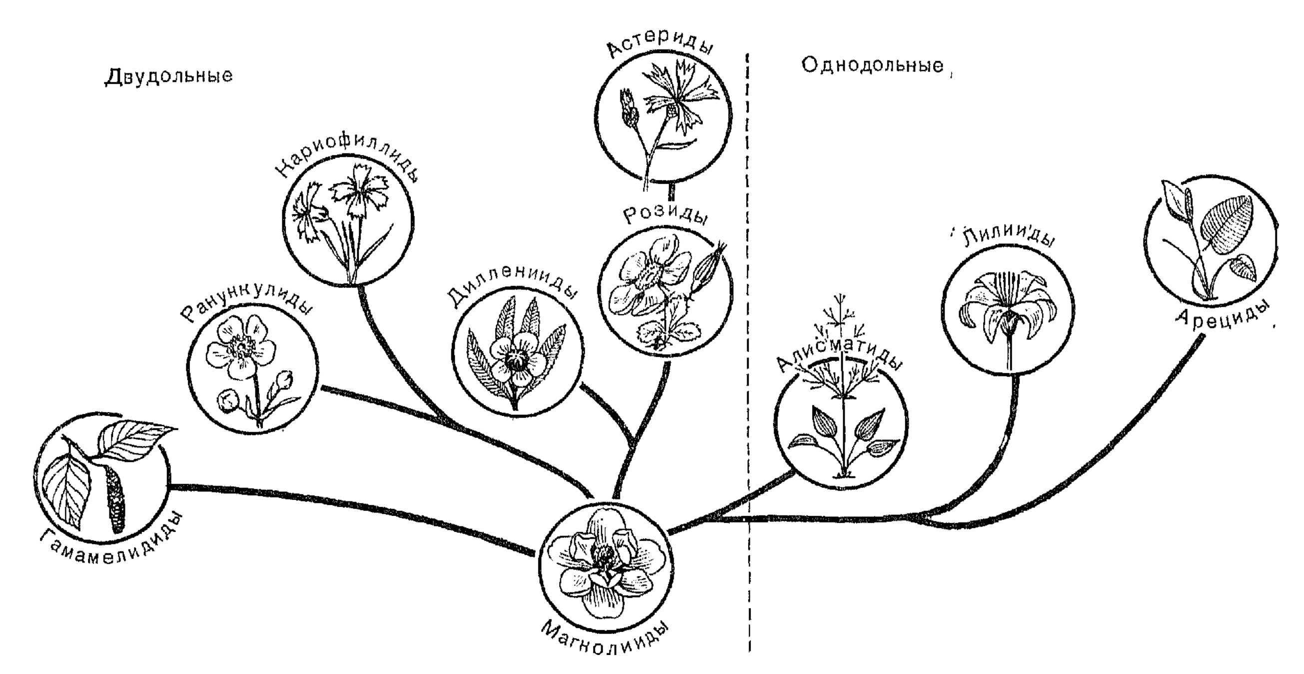


Рис. 50. Родственные связи подклассов двудольных и однодольных цветковых растений.

ства (объединяемые в порядок Nymphaeales), занимающие в ряде отношений промежуточное положение между двудольными и однодольными.

Однодольные произошли от двудольных и, вероятно, ответвились от них еще на заре эволюции цветковых растений. Наличие среди однодольных ряда семейств с апокарпным гинецеем и однобороздные пыльцевые зерна многих их представителей говорят о том, что однодольные могли произойти только от таких двудольных, которые характеризовались этими признаками. Среди современных двудольных наибольшим числом признаков, общих с признаками однодольных, обладают представители порядка нимфейных. Однако все представители этого порядка являются специализированными во многих отношениях водными растениями и поэтому не могут рассматриваться как вероятные предки однодольных. Но общее их происхождение весьма вероятно. Есть все основания для предположения, что однодольные и порядок нимфейных имеют общее происхождение от каких-то более примитивных наземных травянистых двудольных.

Ближайшие предки однодольных были скорее всего наземными растениями, приспособленными к постоянной или временной влажности. По мнению Дж. Бьюса (1927), ранние однодольные были болотными растениями или растениями лесной опушки. Дж. Л. Стеббинс (1974) высказывает предположение, что первые однодольные появились во влажной среде, по берегам рек и озер. Первичные однодольные были, вероятно, многолетними корневищными травами с цельными эллиптическими листьями, имеющими дуговидное жилкование, и разбросанными по поперечному разрезу стебля бессосудистыми проводящими пучками с остаточным внутрипучковым камбием. Цветки были в верхушечных соцветиях, 3-членные, с околоцветником в двух кругах, с андроцеем из примитивных лентовидных тычинок и с апокарпным гинецеем из примитивных кондупликатных плодолистиков. Пыльцевые зерна были однобороздные и в зрелом состоянии двухклеточные. Семена имели обильный эндосперм.

По числу видов, а также родов и семейств однодольные сильно уступают двудольным. Тем не менее роль однодольных в природе чрезвычайно велика, особенно в травянистых сообществах. Многие важнейшие культурные растения, в том числе хлебные злаки и сахарный тростник, относятся к однодольным.

Классы двудольных и однодольных, в свою очередь, подразделяются на подклассы, которые делятся на порядки (иногда объединяемые в надпорядки), семейства, роды и виды со всеми промежуточными категориями (рис. 50).

Класс двудольных, включающий около 325 семейств, около 10 000 родов и до 180 000 видов, подразделяется на 7 подклассов.

Подкласс 1. Магнолииды (Magnoliidae). Большей частью древесные растения, реже наземные или водные травы, иногда паразиты. Сосуды у некоторых форм отсутствуют. В па-

ренхимных тканях часто имеются секреторные клетки. Устьица обычно с 2 побочными клетками. Цветки, как правило, обоеполые, часто спиральные или спироциклические. Зрелая пыльца 2-клеточная или реже 3-клеточная. Оболочка пыльцевых зерен однобороздная, 3—6-бороздная, ругатная, поровая или безапертурная. Гинецей в большинстве случаев апокарпный. Семязачатки чаще всего битегмальные (с двойным интегументом), крассинуцеллятные или, редко, тенуинуцеллятные. Эндосперм обычно целлюлярный, реже нуклеарный, редко гелобиальный. Семена большей частью с маленьким или очень маленьким зародышем и обильным эндоспермом, иногда также с периспермом.

В подкласс магнолиид входят наиболее примитивные порядки двудольных, в том числе магнолиевые, бадьяновые, лавровые и нимфейные. Хотя среди представителей подкласса нет ни одной ныне живущей формы, сочетающей в себе все примитивные признаки, магнолииды в целом представляют собой группу, которая стоит наиболее близко к гипотетической исходной группе, давшей начало ныне живущим цветковым растениям.

Подкласс 2. Ранункулиды (Ranunculidae). Близок к подклассу магнолиид, но более подвинут. Большей частью травы. Все представители обладают сосудами. Секреторные клетки в паренхимных тканях обычно отсутствуют (за исключением луносемянниковых). Устьица разных типов, в большинстве случаев без побочных клеток. Цветки обоеполые или однополые, часто спиральные или спироциклические. Зрелая пыльца большей частью 2-клеточная. Оболочка пыльцевых зерен трехбороздная или производная от трехбороздного типа, но никогда не бывает однобороздной. Семязачатки обычно битегмальные и крассинуцеллятные или реже тенуинуцеллятные. Семена чаще всего с маленьким зародышем и большей частью с обильным эндоспермом, редко без эндосперма.

В подкласс ранункулид входит порядок лютиковых и близкие к нему порядки. По всей вероятности, ранункулиды происходят непосредственно от магнолиид, скорее всего от предков типа бадьяновых.

Подкласс 3. Гамамелидиды (Hamamelididae). Большей частью древесные растения с сосудами (за исключением порядка троходендровых). Устьица с 2 или бо́льшим числом побочных клеток или побочные клетки отсутствуют. Цветки в большинстве случаев анемофильные, более или менее редуцированные, большей частью однополые; околоцветник обычно слабо развит, и цветки, как правило, безлепестные и часто также без чашечки. Зрелая пыльца большей частью 2-клеточная, трехбороздная или производная от трехбороздного типа. Гинецей обычно ценокарпный. Семязачатки часто битегмальные и в большинстве случаев крассинуцеллятные. Плоды большей частью односемянные. Семена с обильным или скудным эндоспермом или вовсе без эндосперма.

В подкласс гамамелидид входят порядки троходендровых, гамамелисовых, крапивных, буковых и близкие к ним порядки. Гамамелидиды произошли, вероятно, непосредственно от магнолиид.

Подкласс 4. Кариофиллиды (Caryophyllidae). Обычно травянистые растения, полукустарники или низкие кустарники, редко небольшие деревья. Листья цельные. Сосуды всегда имеются, членики сосудов с простой перфорацией. Устьица с 2 или 3 (редко 4) побочными клетками или побочные клетки отсутствуют. Цветки обоеполые или редко однополые, большей частью безлепестные. Зрелая пыльца обычно 3-клеточная. Оболочка пыльцевых зерен трехбороздная или производная от трехбороздного типа. Гинецей апокарпный или чаще ценокарпный. Семязачатки обычно битегмальные, крассинуцеллятные. Семена большей частью с согнутым периферическим зародышем, обычно с периспермом.

В подкласс кариофиллид входят порядки гвоздичных, гречишных и плюмбаговых. Кариофиллиды произошли, вероятно, от примитивных представителей ранункулид.

Подкласс 5. Диллениды (Dilleniidae). Деревья, кустарники или травы. Листья цельные или различным образом расчлененные. Устьица разных типов, большей частью без побочных клеток. Сосуды всегда имеются; членики сосудов с лестничной или простой перфорацией. Цветки обоеполые или однополые, с двойным околоцветником или реже безлепестные; у более примитивных семейств околоцветник часто спиральный или спироциклический. Андроцей, когда он состоит из многих тычинок, развивается в центробежной последовательности. Зрелая пыльца 2-клеточная или реже 3-клеточная. Оболочка пыльцевых зерен трехбороздная или производная от трехбороздного типа. Гинецей апокарпный или чаще ценокарпный. Семязачатки обычно битегмальные и большей частью крассинуцеллятные. Семена, как правило, с эндоспермом.

В подкласс входят порядки диллениевых, чайных, фиалковых, мальвовых, вересковых, первоцветных, молочайных и др. По всей вероятности, диллениды произошли от каких-то древних магнолиид.

Подкласс 6. Розиды (Rosidae). Деревья, кустарники или травы. Листья цельные или различным образом расчлененные. Устьица разных типов, чаще всего без побочных клеток или

с 2 побочными клетками. Сосуды всегда имеются, членики сосудов с лестничной или чаще с простой перфорацией. Цветки большей частью обоеполые, с двойным околоцветником или безлепестные. Андроцей, когда он состоит из многих тычинок, развивается в центростремительной последовательности. Зрелая пыльца обычно 2-клеточная. Оболочка пыльцевых зерен трехбороздная или производная от трехбороздного типа. Гинецей апокарпный или ценокарпный. Семязачатки, как правило, битегмальные и крассинуцеллятные. Семена с эндоспермом или без него.

В подкласс розид входят порядки камнеломковых, розовых, бобовых, протейных, миртовых, рутовых, сапиндовых, гераниевых, кизиловых, аралиевых, крушиновых, санталовых и др. Розиды произошли, вероятно, от ближайших предков диллениид.

Подкласс 7. Астериды (Asteridae). Деревья, кустарники или чаще травы. Листья цельные или различным образом расчлененные. Устьица большей частью с 2, 4 (часто) или 6 (редко) побочными клетками. Сосуды всегда имеются, членики сосудов с лестничной или чаще с простой перфорацией. Цветки обычно обоеполые, почти всегда сростнолепестные. Тычинки, как правило, в одинаковом или в меньшем числе с долями венчика. Зрелая пыльца 3-клеточная или 2-клеточная. Оболочка пыльцевых зерен трехбороздная или производная от трехбороздного типа. Гинецей всегда ценокарпный, по-видимому, морфологически всегда паракарпный, обычно из 2—5, редко 6—14 плодолистиков. Семязачатки всегда унитегмальные, тенуинуцеллятные или редко крассинуцеллятные. Семена с эндоспермом или без него.

В обширный подкласс астерид входят порядки ворсянковых, горечавковых, норичниковых, губоцветных, колокольчиковых, сложноцветных и др. По всей вероятности, астериды происходят от примитивных розид, скорее всего от каких-то древних форм, близких к современным древесным представителям порядка камнеломковых.

Класс однодольных, содержащий около 65 семейств, около 3000 родов и не менее 60 000 видов, подразделяется на 3 подкласса.

Подкласс 1. Алисматиды (Alismatidae). Водные или болотные травы. Устьица с 2 или реже 4 побочными клетками. Сосуды отсутствуют или имеются только в корнях. Цветки обоеполые или однополые. Околоцветник развит или редуцирован, часто отсутствует. Зрелая пыльца обычно 3-клеточная. Оболочка пыльцевых зерен однобороздная, дву-, многопоровая или безапертурная. Гинецей большей частью апокарпный, реже ценокарпный. Семязачатки битегмальные, крассинуцеллятные или реже тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный или гелобиальный. Семена без эндосперма.

В подкласс алисматид входят порядки частуховых, водокрасовых, наядовых и др. Алисматиды произошли, вероятно, от какой-то вымершей группы травянистых магнолиид, стоявших близко к предкам современных нимфейных.

Подкласс 2. Лилииды (Liliidae). Травы или вторичные древовидные формы. Устьица аномоцитные или с побочными клетками, обычно с 2 побочными клетками (парацитные). Сосуды только в корнях или во всех вегетативных органах, очень редко отсутствуют. Цветки обоеполые или редко однополые. Околоцветник хорошо развит и состоит из сходных между собой (обычно лепестковидных) или ясно различающихся чашелистиков и лепестков, или же околоцветник редуцирован. Зрелая пыльца обычно 2-клеточная, реже 3-клеточная. Оболочка пыльцевых зерен однобороздная, однопоровая (иногда 1—4-поровая) или реже безапертурная. Гинецей, как правило, ценокарпный, редко (у примитивных триурисовых и некоторых примитивных лилейных) более или менее апокарпный. Семязачатки обычно битегмальные или очень редко унитегмальные, крассинуцеллятные или реже тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный или реже гелобиальный. Семена обычно с обильным эндоспермом, но у порядка имбирных с периспермом и остатком эндосперма или только с периспермом.

В подкласс лилиид входят порядки лилейных, имбирных, орхидных, бромелиевых, ситниковых, осоковых, коммелиновых, эриокауловых, рестиевых, злаковых и др. Происхождение, вероятно, общее с алисматидами.

Подкласс 3. Арециды (Arecidae). Травы или вторичные древовидные формы. Устьица с 2, 4, 6 (чаще всего с 4) побочными клетками. Сосуды во всех вегетативных органах или только в корнях (ароидные). Цветки обоеполые или чаще однополые. Околоцветник развит и состоит из очень схожих между собой чашелистиков и лепестков, или он более или менее редуцирован, иногда отсутствует. Цветки собраны в метельчатые или шаровидные соцветия либо в початки, которые большей частью снабжены покрывалом. Зрелая пыльца обычно 2-клеточная. Оболочка пыльцевых зерен разных типов, главным образом однобороздная. Гинецей апокарпный (некоторые пальмы) или чаще ценокарпный. Семязачатки битегмальные и крассинуцеллятные, редко тенуинуцеллятные. Эндосперм обычно нуклеарный. Семена с эндоспермом, как правило, обильным.

В подкласс арецид входят порядки пальмовых, циклантовых, ароидных, панданoвых, рогозовых. Наиболее вероятно, что арециды имеют общее происхождение с лилиидами.

МАГНОЛИОПСИДЫ, ИЛИ ДВУДОЛЬНЫЕ (MAGNOLIOPSIDA, ИЛИ DICOTYLEDONES)

КЛАСС МАГНОЛИОПСИДЫ, ИЛИ ДВУДОЛЬНЫЕ

(MAGNOLIOPSIDA, ИЛИ DICOTYLEDONES)

ПОДКЛАСС МАГНОЛИИДЫ

(MAGNOLIIDAE)

В подкласс магнолиид входят наиболее архаические ныне живущие цветковые растения. Особой примитивностью отличается основная и центральная группа магнолиид — порядок магнолиевых. Однако примитивность отдельных представителей подкласса очень относительна. В результате адаптивной радиации древнейших магнолиид возникли различные семейства, порядки и даже надпорядки, эволюция которых пошла в разных направлениях. Тем самым все они подверглись специализации, причем у разных ветвей изменялись разные части растения (разные органы и даже разные ткани). Если у одних магнолиид видоизменился цветок, который в некоторых случаях сильно редуцировался (как, например, у хлорантовых), то в других случаях гораздо бо́льшим изменениям подверглись вегетативные органы, что нашло особенно яркое выражение у паразитных форм. Вполне понятно поэтому, что среди современных магнолиид, в том числе и среди порядка магнолиевых, не могло сохраниться ни одного растения со всем комплексом архаических признаков подкласса. Даже знаменитая дегенерия с островов Фиджи или представители семейства винтеровых несут печать специализации и редукции. Примитивные признаки порядка магнолиевых и подкласса магнолиид в целом рассеяны, притом очень неравномерно, среди отдельных представителей. Более того, как убедится читатель из дальнейшего изложения, многие двудольные причудливо сочетают очень примитивные, архаические признаки с признаками специализации, иногда довольно высокой. Разные признаки организации оказываются как бы на разных уровнях эволюционного развития.

Когда мы говорим, что порядок магнолиевых или весь подкласс магнолиид представляют собой ту исходную группу, от которой произошли другие подклассы и порядки, мы имеем в виду порядок или подкласс в целом, а не отдельных его представителей. Совершенно очевидно, что предковые формы, давшие начало основным филогенетическим ветвям цветковых растений, давно вымерли. Но когда мы говорим, что они произошли от магнолиид или даже от порядка магнолиевых, то считаем, что, будь предки нам известны, таксономически мы бы отнесли их именно к этим группам. Для большей ясности приведем хорошо известный пример из другой области. По современным взглядам, восходящим к знаменитому труду Ч. Дарвина «Происхождение человека», человек произошел от человекообразных обезьян. Однако никто из антропологов не предполагает, что человек мог произойти от ныне живущих представителей — гиббонов, орангутангов, шимпанзе или горилл. Дело, конечно, обстояло иначе. Как человек, так и ныне живущие человекообразные обезьяны произошли от вымершего общего предка, который, как предполагают, таксономически должен был относиться к семейству человекообразных обезьян.

Подкласс магнолиид относительно небольшой, но в результате начавшейся еще на заре

эволюции цветковых растений адаптивной радиации он сильно дифференцировался и в нем можно ясно различать не только хорошо обособившиеся порядки, но и отдельные группы порядков, которые в ряде современных систем называются надпорядками.

Надпорядок 1. Магнолиевые (Magnolianae)

Порядок 1. Магнолиевые (Magnoliales). Большей частью деревья и кустарники. Листья с прилистниками или без них. Сосуды имеются или отсутствуют. Цветки спиральные, спироциклические или циклические, часто опыляемые жуками. Тычинки обычно многочисленные, часто лентовидные и нередко очень примитивного строения. Пыльцевые зерна однобороздные или производные от однобороздного типа. Гинецей большей частью апокарпный, редко паракарпный или синкарпный. Эндосперм целлюлярный или нуклеарный (мускатниковые).

Семейства: винтеровые, дегенериевые, эвпоматиевые; гимантандровые, магнолиевые, анноновые, канелловые, мускатниковые.

Порядок 2. Бадьяновые (Illiciales). Происходит от порядка магнолиевых, вероятнее всего от предков винтеровых. Небольшие деревья, кустарники или лианы. Листья лишены прилистников. Сосуды всегда имеются, обычно с лестничной перфорацией. Цветки обоеполые или однополые. Околоцветник спиральный. Тычинки большей частью многочисленные, обычно расположенные спирально, свободные или сросшиеся. Пыльцевые зерна 3- или 6-бороздные. Плодолистики расположены циклически или спирально. Эндосперм целлюлярный.

Семейства: бадьяновые и лимонниковые.

Порядок 3. Лавровые (Laurales). Близок к порядку магнолиевых, но более подвинут. Большей частью деревья и кустарники, редко полукустарники и травы. Листья без прилистников. Сосуды большей частью имеются, от очень примитивных до очень специализированных. Цветки обычно циклические, обоеполые или реже однополые. Тычинки в большинстве случаев высокоспециализированного типа и часто образуют редуцированные пучки. Пыльцевые зерна однобороздные или производные от однобороздного типа (чаще всего безапертурные). Гинецей большей частью одноплодолистиковый. Эндосперм целлюлярный или нуклеарный. Зародыш от маленького до крупного.

Семейства: австробэйлиевые, амборелловые, тримениевые, хлорантовые, лакторисовые, монимиевые, гомортеговые, каликантовые, лавровые, эрнандиевые.

Порядок 4. Перцевые (Piperales). Наиболее близок к порядку лавровых и, по всей вероятности, имеет общее происхождение с хлорантовыми и лакторисовыми. Большей частью травы и кустарники. Листья обычно с прилистниками. Сосуды всегда имеются, с лестничной или чаще с простой перфорацией. Цветки очень мелкие и невзрачные, обычно в густых колосьях или кистях, обоеполые и однополые, лишенные околоцветника. Пыльцевые зерна мелкие, однобороздные или безапертурные. Гинецей апокарпный, паракарпный или псевдомономерный (перцевые). Семязачатки ортотропные, битегмальные или унитегмальные (пеперомия), крассинуцеллятные или тенуинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный или нуклеарный. Семена с очень маленьким зародышем, скудным эндоспермом и обильным периспермом.

Семейства: савруровые и перцевые.

Порядок 5. Кирказоновые (Aristolochiales). Произошел от порядка магнолиевых, вероятнее всего от общих предков с анноновыми и мускатниковыми. Кустарники, лианы или многолетние травы. Листья лишены прилистников. Сосуды всегда имеются, с простой перфорацией. Цветки обоеполые, обычно трехчленные, циклические, часто безлепестные. Тычинок большей частью 6, свободных или более или менее сросшихся со столбиком. Пыльцевые зерна безапертурные, редко однобороздные. Гинецей обычно ценокарпный (морфологически паракарпный), редко полуапокарпный (сарума). Завязь, как правило, нижняя, редко полунижняя. Эндосперм целлюлярный.

Семейство кирказоновые.

Надпорядок 2. Раффлезиевые (Rafflesianae)

Порядок 6. Раффлезиевые (Rafflesiales). Высокоспециализированный и в систематическом отношении очень обособленный порядок бесхлорофилльных паразитных растений, происшедших, вероятно, от одной из древних ветвей порядка магнолиевых, скорее всего от предков, стоявших близко к анноновым. Листья отсутствуют или представлены чешуями на цветоносах. Сосуды, когда они имеются, с простой перфорацией. Цветки обоеполые или однополые, циклические, безлепестные. Чашелистиков 3—5, более или менее сросшихся в трубку. Тычинок 3—20, более или менее сросшихся в кольцо, трубку или чаще в мясистую колонку. Пыльцевые зерна от однобороздных до ругатных и поровых. Гинецей паракарпный, из 3—20 плодолистиков; завязь нижняя или полунижняя, редко верхняя. Семязачатки многочисленные, анатропные или чаще ортотропные, битегмаль-

ные или чаще унитегмальные, тенуинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный (гидноровые) или нуклеарный (раффлезиевые). Семена многочисленные, мелкие, с недифференцированным зародышем; зародыш очень маленький и окружен обильным эндоспермом и периспермом (гидноровые) или относительно крупный и окружен только эндоспермом (раффлезиевые).

Семейства: гидноровые и раффлезиевые.

Надпорядок 3. Нимфейные (Nymphaeanae)

Порядок 7. Нимфейные (Nymphaeales). Вероятно, происходит от одной из древних групп бессосудистых представителей порядка магнолиевых. Водные травы, большей частью корневищные. Проводящие пучки стебля на поперечном срезе рассеянные, как у однодольных. Сосуды отсутствуют. Корневой чехлик обладает собственным инициальным слоем (сходство с однодольными). Цветки одиночные, обоеполые или редко однополые, преимущественно спироциклические, с чашечкой и венчиком, редко безлепестные. Тычинки обычно многочисленные. Пыльцевые зерна однобороздные или редко безапертурные. Гинецей апокарпный или чаще синкарпный. Семязачатки битегмальные, редко унитегмальные. Эндосперм целлюлярный, гелобиальный или нуклеарный. Семена обычно с очень маленьким зародышем, обильным периспермом и скудным эндоспермом, но роголистниковые лишены как перисперма, так и эндосперма.

Семейства: кабомбовые, нимфейные, роголистниковые.

Порядок 8. Лотосовые (Nelumbonales). Происхождение, вероятно, общее с нимфейными. Бесстебельные водные травы с очень толстыми корневищами и щитовидными воздушными листьями. Проводящие пучки корневища на поперечном срезе рассеянные. Имеются сосуды с очень примитивными трахеидоподобными члениками. Цветки обоеполые, с 2 чашелистиками и многочисленными лепестками. Тычинок много, расположенных спирально. Гинецей апокарпный, из множества плодолистиков, погруженных в разросшееся цветоложе. Эндосперм целлюлярный. Семена с очень крупным зародышем и скудным остаточным эндоспермом.

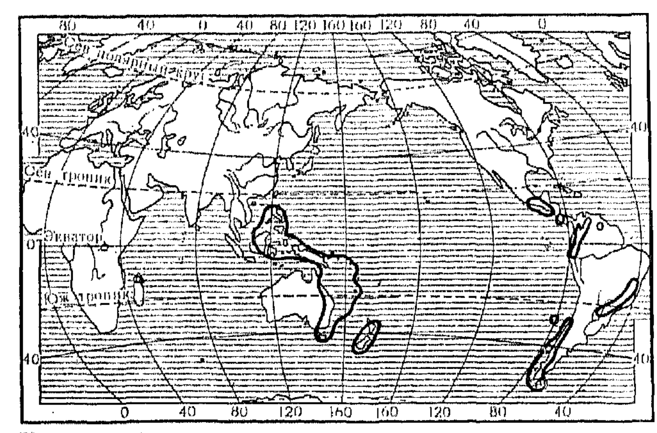
Семейство лотосовые.

ПОРЯДОК МАГНОЛИЕВЫЕ (MAGNOLIALES)

СЕМЕЙСТВО ВИНТЕРОВЫЕ (WINTERACEAE)

Это сравнительно небольшое семейство, насчитывающее около 8 родов и около 100 видов. Винтеровые распространены на Малайском архипелаге (кроме Суматры, Явы и Тимора), Новой Гвинее, в Австралии, Новой Зеландии, на островах Фиджи, в Новой Каледонии, на Соломоновых островах и в Америке от Южной Мексики до Магелланова пролива и на островах Хуан-Фернандес (карта 1). В 1963 г. неутомимый исследователь флоры Мадагаскара французский ботаник Р. Капурон неожиданно обнаружил среди богатейшей флоры этого острова представителя семейства винтеровых, описанного им позже как новый вид рода буббия. Но, как показали последующие исследования, это растение настолько сильно отличается от буббии и даже от всех остальных винтеровых, что в 1978 г. оно было выделено в отдельный монотипный род *тахтаджяния* (Takhtajania) и даже в самостоятельное подсемейство тахтаджяниевых (Takhtajanioideae). Это подсемейство оказалось значительно более подвинутым, чем подсемейство винтеровых (Winteroideae), охватывающее все остальные роды семейства.

Винтеровые чаще всего встречаются в горных лесах. Некоторые виды американского рода *дримис* (Drimys, рис. 51) поднимаются до высоты 3000—3300 м, но вблизи южной границы распространения (мыс Горн) они спускаются до уровня моря. Распространенный в Старом Свете род *тасманния* (Tasmannia), очень близкий к дримису, произрастает в горах Новой Гвинеи на высоте 3800 м, а на горе Вильгельма даже на высоте 4175 м, но в южной части ареала — в Тасмании — встречается на уровне моря. Виды тасманнии и в меньшей степени виды рода *буббия* (Bubbia) очень широко распространены во многих горных районах Новой Гвинеи. Представители винтеровых часто встречаются в нотофагусовых, дубовых и сосновых



Карта 1. Ареал семейства винтеровых.

Рис. 51. Ветвь с цветками дримиса Винтера (Drimys winteri var. chilensis).

лесах, а в Австралии также в эвкалиптовых лесах. Интересно, что среди видов тасманнии есть эпифиты, например *тасманния мелколистная* (Tasmannia microphylla), встречающаяся в Новой Гвинее, где она растет на ветвях высоких деревьев в мшистом лесу.

Винтеровые — деревья и кустарники с цельными, перистонервными, прозрачно-точечными, кожистыми листьями, лишенными прилистников. Устьица на листьях с 2 побочными клетками, т. е. наиболее примитивного типа. Замечательной особенностью винтеровых является отсутствие сосудов во всех органах растения. Водопроводящие элементы ксилемы состоят из очень длинных и толстостенных трахеид.

Цветки винтеровых в пазушных верхоцветных соцветиях (рис. 51), редко одиночные и верхушечные (новокаледонские роды *экзоспермум* — Exospermum и *зигогинум* — Zygogynum, рис. 52), обычно обоеполые, реже двудомные или полигамно-двудомные.

Цветоложе у винтеровых укорочено и в основании почти всегда наклонено. С асимметричной формой цветоложа связано расположение частей цветка в чередующихся кругах, хотя вполне циклическим такое расположение назвать нельзя. Чашечка состоит из 2—6 тонких, как бумага, свободных створчатых чашелистиков, или чашелистики срастаются в опадающий колпачок (калиптру), как у дримиса и тасманнии. У дримиса и тасманнии, в отличие от остальных винтеровых, чашечка полностью заключает бутон. В то время как у многих видов тасманнии чашечка опадает целиком до цветения, у большинства представителей рода дримис чашелистики сохраняются, срастаясь либо только у основания, либо полностью в виде колпачка. Лепестков 2—17, иногда до 25 (у дримиса), расположенных в некоторых случаях крестнакрест, по чаще в двух или нескольких чередующихся кругах, иногда лепестков нет. Лепестки свободные, черепитчатые (рис. 51 и 52), у зигогинума большей частью срастаются в бутоне, но разделяются во время цветения, причем, как правило, внешние лепестки крупнее внутренних. У многих представителей винтеровых лепестки белые, у некоторых видов они желтые, розовые, красные, оранжевые или коричневатые.

Андроцей состоит из нескольких или многочисленных свободных тычинок, расположенных в чередующихся кругах, причем внешний круг чередуется с лепестками, тогда как самые внутренние тычинки чередуются с плодолистиками. Тычинки более или менее лентовидные или пластинчатые, не дифференцированные еще на нить и связник, однонервные (единственная дорсальная жилка иногда ветвится в верхней части), с двумя парами микроспорангиев. У рода *беллиолум* (Belliolum, рис. 53), распространенного на Соломоновых островах и в Новой Каледонии, встречаются относительно примитивные лентовидные тычинки (рис. 54), выступающие над пыльниками, которые раскрываются продольно. У остальных представителей семейства тычинки более или менее специализированы.

Пыльцевые зерна винтеровых обычно в тетрадах, редко одиночные (некоторые виды зигогинума), с округлой порой на дистальном полюсе и с сетчатой экзиной.

Гинецей обычно из нескольких или многих (до 24) плодолистиков, редко из одного плодолистика (как у австралийского вида Tasmannia insipida и новозеландского вида Pseudowintera traversii). У большинства винтеровых плодолистики свободные (гинецей апокарпный), но у экзоспермума частично сросшиеся, а у зигогинума и тахтаджянии полностью сросшиеся (рис. 52), причем у тахтаджянии гинецей типично паракарпный, состоящий из двух плодолистиков. Плодолистики не дифференцированы на завязь, столбик и рыльце, снабжены ножкой или сидячие. Плодолистик представляет собой сложенную вдоль средней жилки (кондупликатную) пластинку, края которой у тасманнии, дримиса, буббии и экзоспермума не бывают сросшимися ко времени опыления, но только сближены. Края плодолистика усажены с обеих сторон сосочковидными волосками, улавли-

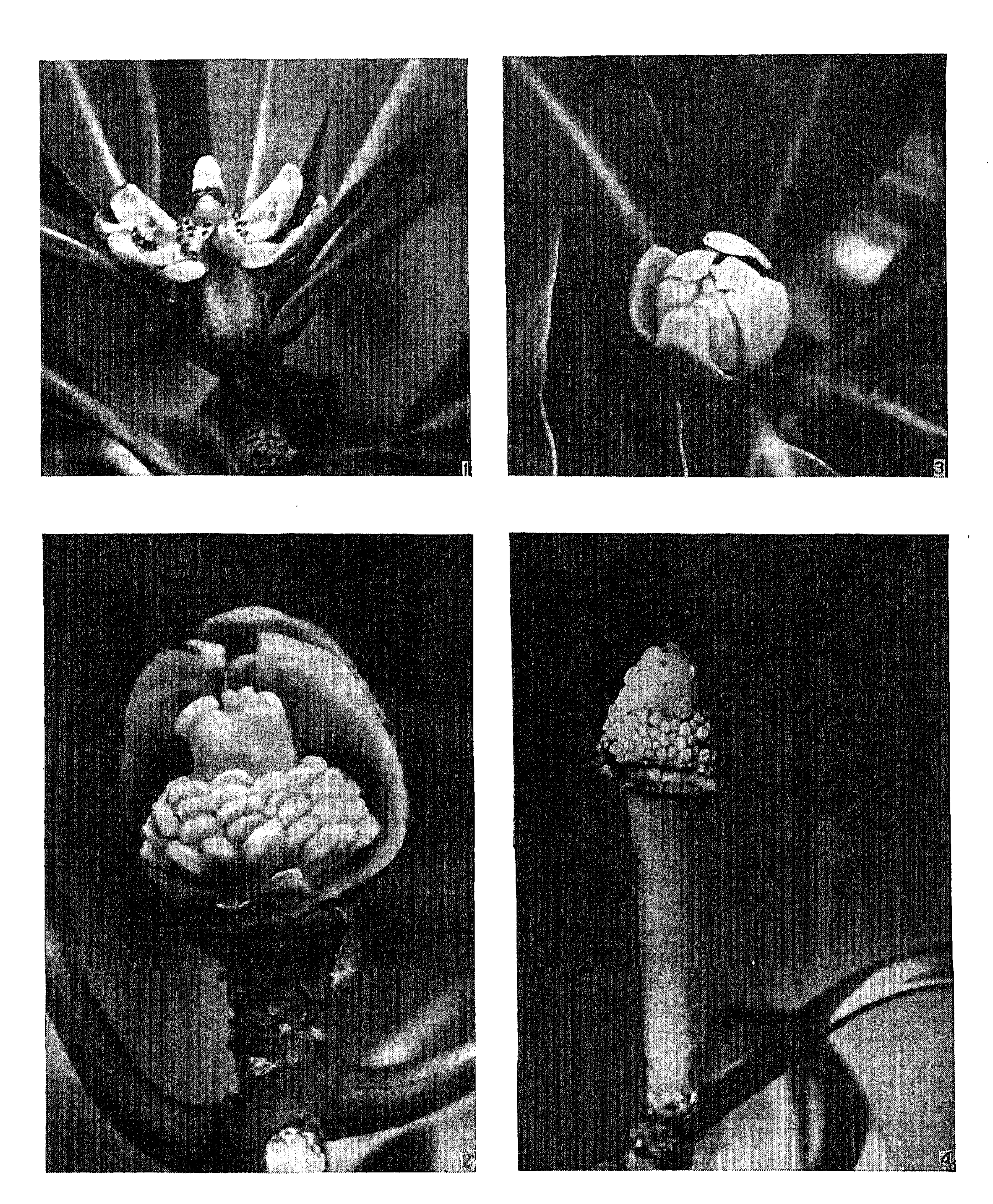
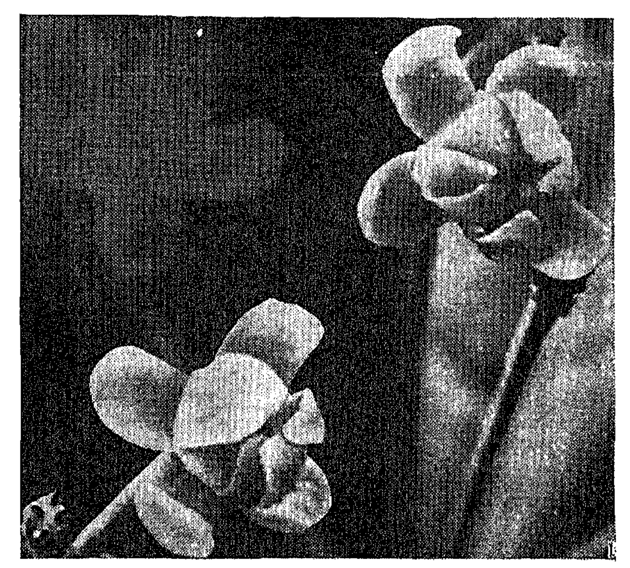
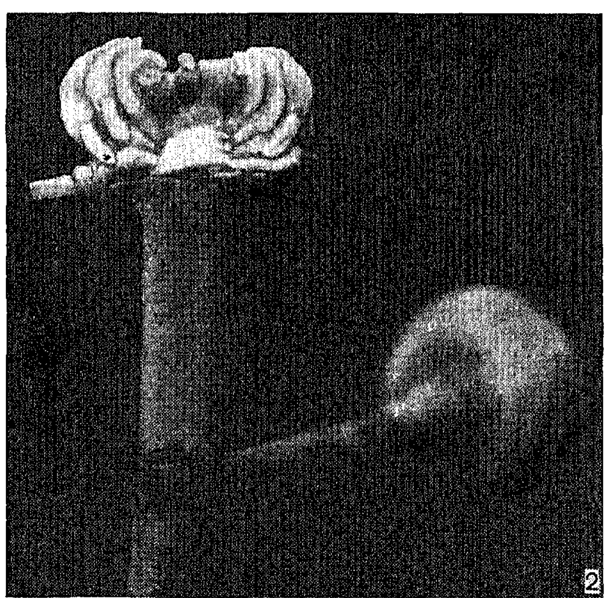


Рис. 52. Цветки видов рода зигогинум.

Зигогинум Байона (Zygogynum baillonii): *1* — цветок (видны темные рыльца); *2* — тычинки и плодолистики (околоцветник частично удален); *3* — бутон. Зигогинум яблоконосный (Z. pomiferum): *4* — тычинки и плодолистики (околоцветник удален).





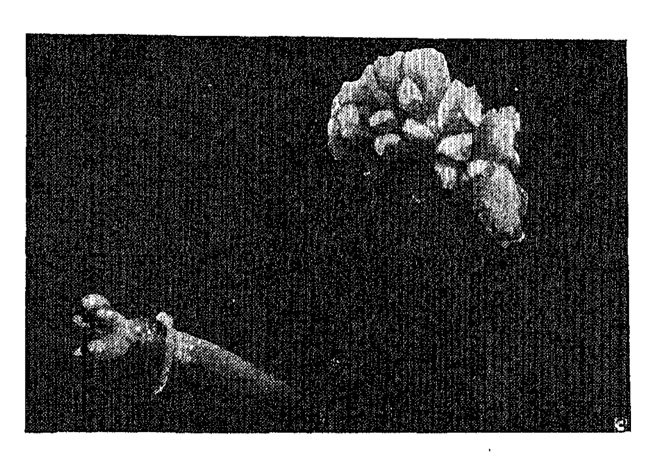


Рис. 53. Цветки беллиолума Панчера (Belliolum pancheri):

1 — две веточки с цветками (виден только околоцветник, внизу слева виден плод); 2 — тычинки и плодолистики (околоцветник удален); 3 — слева молодой плод (видны рыльца), справа тычинки (вид сверху, околоцветник удален).

вающими пыльцу. Это примитивный тип еще не вполне замкнутого плодолистика. Примитивность плодолистика подчеркивается также расположением (плацентацией) семязачатков, которые сидят по обе стороны средней жилки между ней и боковыми жилками. Наконец, рыльцевая поверхность у наиболее примитивных винтеровых (тасмании и буббии) протягивается более или менее широкой полоской по всей или почти по всей длине плодолистика вдоль его краевой зоны (рис. 54). По мере специализации плодолистика эта низбегающая рыльцевая поверхность постепенно локализуется в его верхней части. У видов дримиса сближенные поверхности плодолистика частично или полностью срастаются во время цветения, а рыльцевая поверхность ограничена подверхушечной частью плодолистика; рыльце сидячее или на короткой ножке, иногда крупнее тела плодолистика. У других представителей винтеровых можно наблюдать дальнейшие стадии специализации плодолистика и его рыльцевой части.

Цветки винтеровых опыляются различными видами насекомых. По исследованиям Л. Тьена (1978), виды тасманнии, произрастающие в Папуа-Новой Гвинее, опыляются многими видами двукрылых. Цветки тасманнии приспособлены к опылению двукрылыми: мелкие цветки, открытые как днем, так и ночью, сохраняются на растении около 10—12 дней. Все виды отличаются приятным запахом. Основной пищей для насекомых, посещающих цветки тасманнии, является нектар, который выделяют не только рыльца и связники многочисленных тычинок, но у некоторых видов также основания лепестков. Обычно насекомые посещают цветки днем, причем наибольшая их активность наблюдается в ясные солнечные дни.

Цветки трех видов беллиолума в Новой Каледонии опыляются одним видом трипсов — Taeniothrips novocaledonensis. Цветки у беллиолума не столь долговечны, как у тасманнии (сохраняются на растении 4—5 дней), и, в отличие от цветков тасманнии, закрываются в полдень первого дня цветения. Рыльца всех видов беллиолума также, в отличие от тасманнии, у которой рыльца восприимчивы к пыльце на протяжении всей жизни цветка, воспринимают пыльцу, когда цветки частично открыты — в первый день. На второй день рыльца становятся коричневыми, затем высыхают и перестают воспринимать пыльцу. Тычинки не рассеивают пыльцу уже к концу второго дня или утром на третий день. На четвертый или пятый день цветки открываются и опадают с растения. Основную пищу насекомых, посещающих цветки беллиолума, составляет пыльца, хотя они питаются и рыльцами.

Цветки зигогинума явно приспособлены к опылению жуками (протогиничные, крупные, сохраняющиеся на растении всего 2—4 дня, с многочисленными плоскими тычинками, обеспечивающими большие количества пыльцы), и действительно, как теперь установлено, жуки играют наиболее важную роль в опылении зигогинума. Но, кроме того, в опылении цветков зигогинума принимают участие примитивные бабочки (виды Sabatinca).

Если гинецей состоит из нескольких плодолистиков, то обычно развиваются и достигают зрелости не все (у рода псевдовинтера, как правило, созревают 1—2 плодолистика) и некоторые плодолистики остаются недоразвитыми. Плодолистики превращаются в сидящие на коротких ножках, темно-пурпурные, со временем становящиеся черными, ягодообразные плодики длиной 6—15 мм, обратнояйцевидной или эллипсоидальной формы (у дримиса). Семена черные или каштановые, блестящие, обратнояйцевидные, длиной 3—5 мм, погружены в мякоть (пульпу). Пульпа образуется из эндокарпия и плацент и содержит много масляных клеток. У видов тасмании плоды по форме напоминают плодолистики, только крупнее. Они очень однообразны и различаются только длиной ножки. При созревании плоды из зеленых становятся красными, а затем почти черными (у тасмании перечной плод черный, с темно-красным горьким соком). Из многоплодолистикового синкарпного гинецея (виды зигогинума) развивается синкарпная многолистовка. Плоды зигогинума шаровидные или обратнояйцевидные, иногда до 4 см в диаметре, зеленовато-желтые, темно-красные или черные, обычно с темно-коричневыми или черными пятнами на поверхности. Многочисленные обратнояйцевидные или яйцевидные семена погружены в пульпу. Очень маленький, почти шаровидный или обратнояйцевидный, разделенный на верхушке на две доли зародыш винтеровых занимает незначительную часть семени, остальная часть его заполнена обильным маслянистым эндоспермом.

Известная с давних пор как «кора Винтера» кора южноамериканского *дримиса Винтера* (Drimys winteri) широко использовалась в прошлом в Бразилии и Европе как тонизирующее и противоцинготное средство. Имеются сообщения о стимулирующих качествах *дримиса гранадского* (D. granadensis). Древесина другого представителя винтеровых — *псевдовинтеры пазушной* (Pseudowintera axillaris) — используется для мозаичных работ.

В порядке магнолиевых семейство винтеровых занимает довольно изолированное положение и не обнаруживает сколько-нибудь близкого родства с остальными семействами. На этом основании семейство винтеровых выделяют

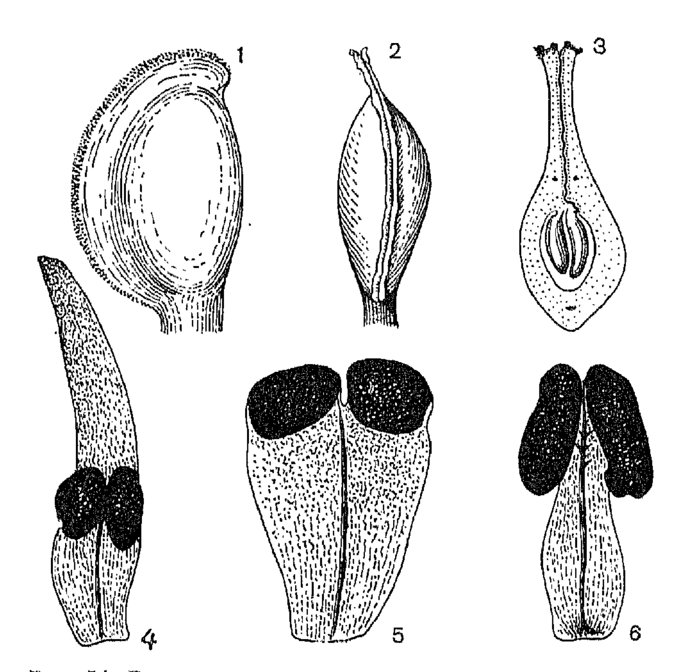


Рис. 54. Винтеровые.

Кондупликатный плодолистик тасмании (Tasmannia sp.): *1* — вид сбоку; *2* — вид со стороны шва (видны парные рыльцевые гребни); *3* — продольный разрез. Тычинки: *4* — беллиолум простоножковый (Belliolum haplopus); *5* — буббия Клеменса (Bubbia clemensiae); *6* — дримис скученнолистный (Drimys confertifolia), увел. 24.

в отдельный подпорядок винтеровых (Winterineae), в то время как все остальные семейства порядка образуют подпорядок магнолиевых (Magnoliineae).

СЕМЕЙСТВО ДЕГЕНЕРИЕВЫЕ (DEGENERIACEAE)

В это семейство входит лишь один род *дегенерия* (Degeneria), состоящий из одного вида — *дегенерии фиджийской* (D. vitiensis). Семейство, род и вид в 1942 г. описали два известных американских ботаника — анатом Ирвинг Бэйли и систематик Альберт Смит — на основании материалов, собранных на островах Фиджи в 1934 г. А. Смитом и в 1941 г. Отто Дегенером. Открытие дегенерии было одной из ботанических сенсаций века. Это замечательное растение, произрастающее только на островах Фиджи, оказалось одним из наиболее примитивных цветковых растений, подлинное «живое ископаемое» (рис. 55 и 56).

Дегенерия — стройное и сравнительно высокое дерево с трещиноватой корой и простыми, цельными, перистонервными, кожистыми листьями, которые, как и у винтеровых, лишены прилистников (рис. 56). Устьица с 2 побочными клетками. В отличие от винтеровых в ксилеме дегенерии имеются сосуды, но членики этих сосудов примитивные: перфорация лест-

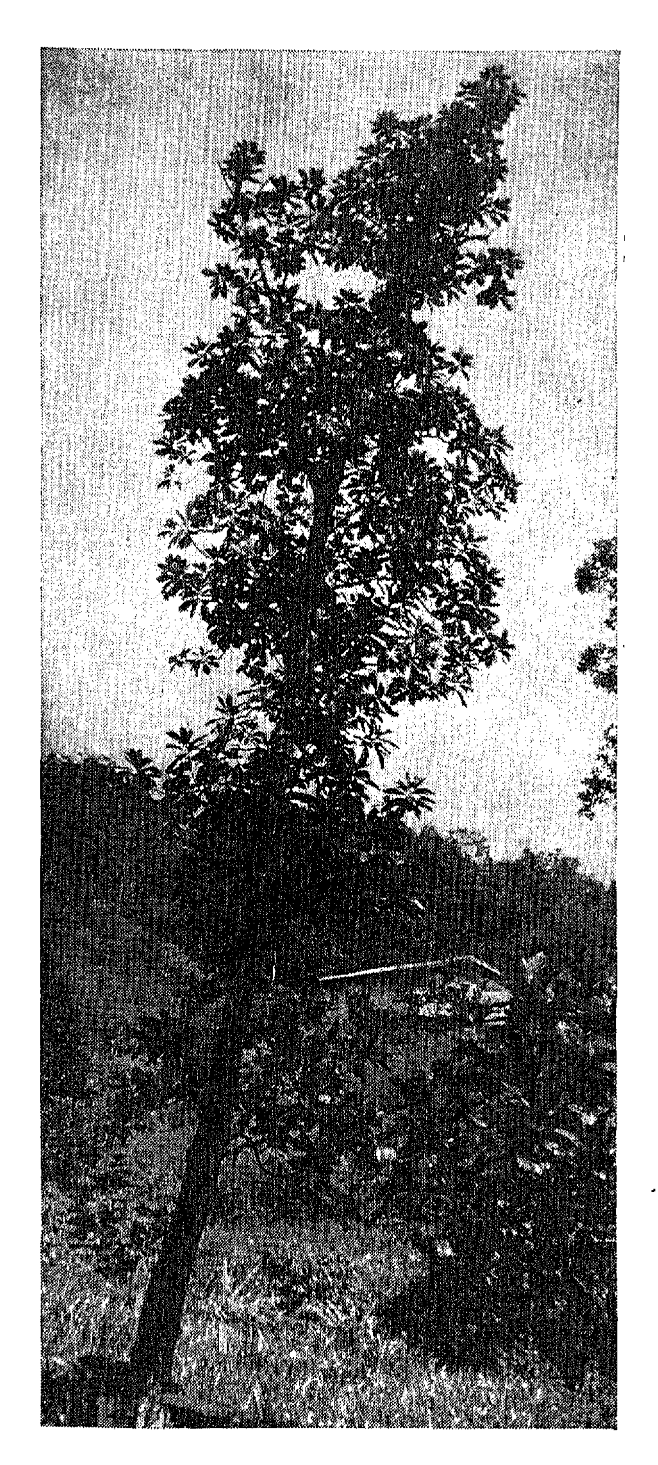


Рис. 55. Дегенерия фиджийская (*Degeneria vitiensis*).

ничная, с многочисленными перекладинами, и поровость боковых стенок лестничная.

Цветки дегенерии средних размеров, одиночные, на длинных цветоножках, расположенных над пазухами листьев, что довольно необычно (рис. 56, табл. 3). На цветоножке имеются 2 или 3 прицветничка, а это, как указывают Бэйли и Смит, может свидетельствовать о том, что одиночное расположение цветка возникло в результате редукции (в пазухах прицветничков в прошлом, вероятно, сидели боковые цветки). Цветки обоеполые. Чашелистиков 3, относительно мелких, остающихся при плодах. Лепестков около 12, расположенных в 3 или 4 ряда. Они значительно крупнее чашелистиков и отличаются от них по форме, но похожи на них по анатомическому строению. Лепестки окрашенные, двухцветные, в верхней части коричневатые, а в нижней светлые, желтоватые или зеленовато-желтые.

Тычинки многочисленные (до 32), более или менее трехрядные, широкие и мясистые, совершенно не дифференцированные на нить и связник, снабжены ясно выраженной средней жилкой, дихотомирующей у верхушки, и двумя боковыми жилками, проходящими вдоль краев пластинки (рис. 56). По строению тычинки дегенерии напоминают наиболее примитивные типы тычинок винтеровых. Четыре тонких и длинных микроспорангия расположены попарно между средней и боковыми жилками на внутренней стороне пластинки. Как и у некоторых других примитивных цветковых растений, микроспорангии у дегенерии погружены в стерильную ткань пластинки. Не менее архаичны пыльцевые зерна. Они однобороздные, причем борозда очень примитивного типа. Кроме того, экзина еще гомогенная, лишенная колумелл, что наблюдается лишь у наиболее примитивных цветковых растений.

Гинецей дегенерии обычно состоит из одного слегка неравнобокого плодолистика, однако, просматривая достаточное число цветков, можно найти двухплодолистиковый гинецей, причем плодолистики расположены на слегка разных уровнях. Есть все основания предполагать, что уже у ближайшего предка современной дегенерии было больше одного плодолистика, располагавшихся спирально. Несмотря на редуцированность числа плодолистиков, сам плодолистик необычайно примитивен, едва ли не самый примитивный среди плодолистиков всех цветковых растений. По архаичности с плодолистиком дегенерии могут соперничать разве что плодолистики рода тасмания из винтеровых. Плодолистик дегенерии сидит на дне небольшого углубления, находящегося на верхушке короткого (вероятно, укороченного в процессе эволюции) цветоложа. На ранних

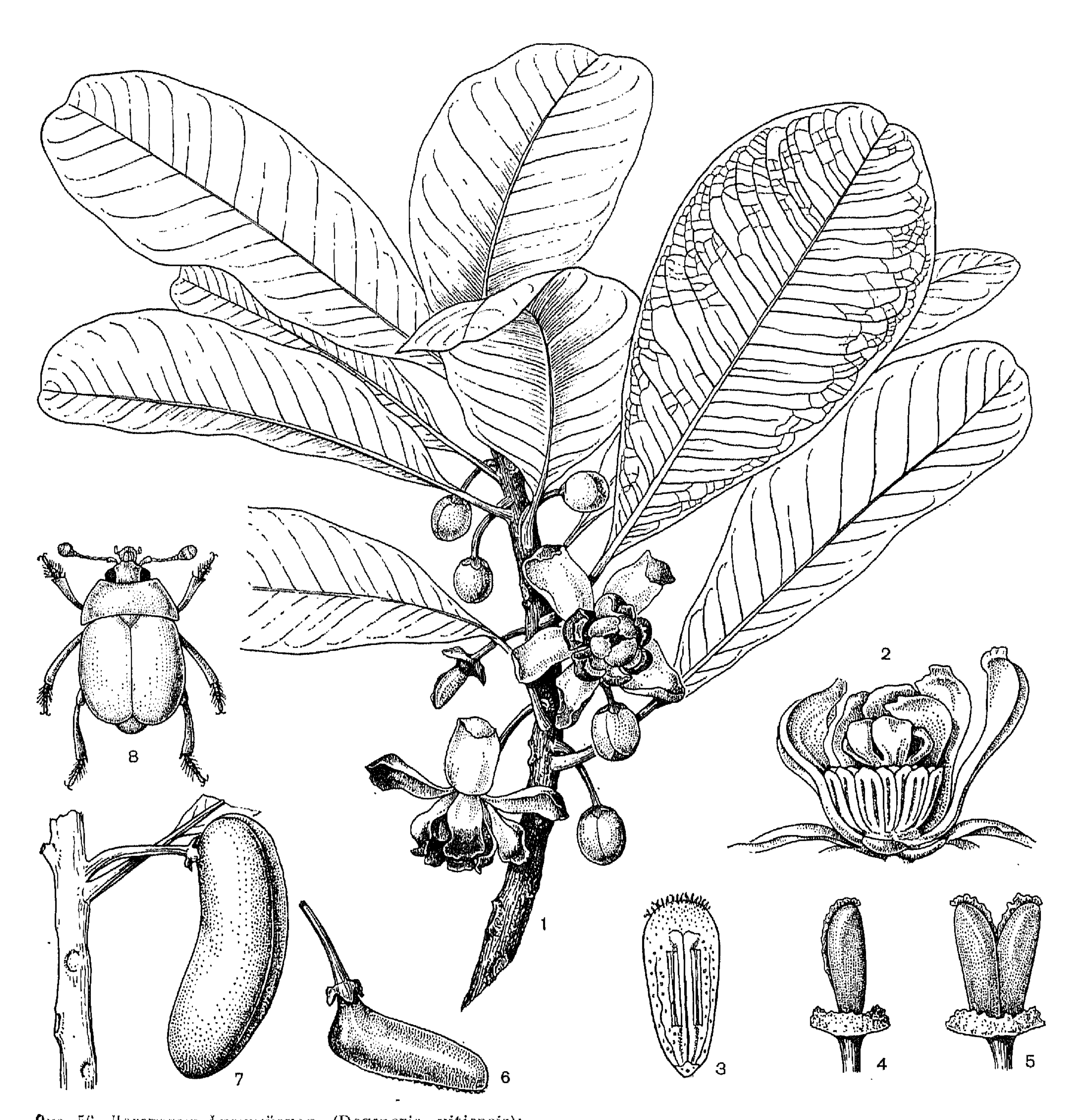
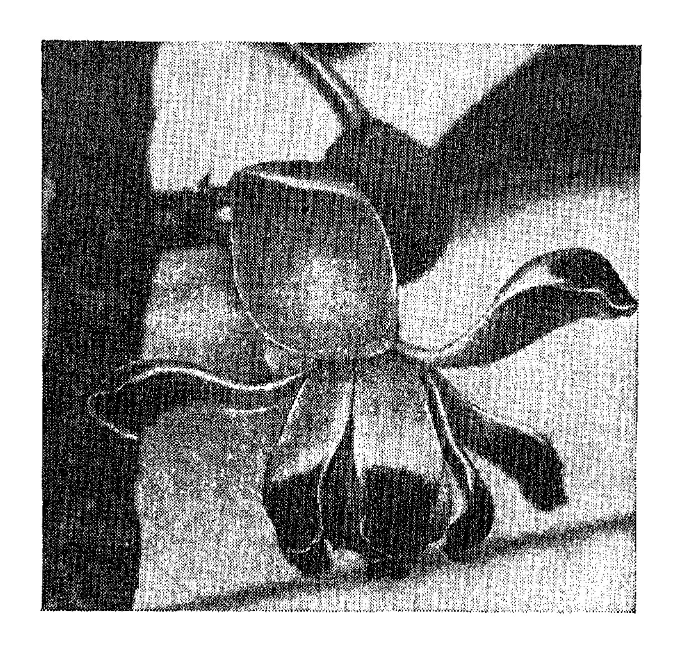


Рис. 56. Дегенерия фиджийская (Degeneria vitiensis):

1 — ветвь с цветками и бутонами; *2* — цветок (околоцветник частично удален); *3* — тычинка; *4* — нормальный гинецей с одним плодолистиком; *5* — гинецей с двумя плодолистиками; *6* — молодой плод; *7* — зрелый плод; *8* — жук гаптонкус Тахтаджяна (Haptoncus takhtajani), опыляющий цветки дегенерии.

стадиях развития цветка тесно сближенные брюшные поверхности кондупликатного плодолистика образуют открытую щель и, таким образом, полость плодолистика еще не вполне замкнутая. Позже, когда семязачатки дифференцируются на нуцеллус и интегументы, брюшные половинки плодолистика постепенно раздвигаются в стороны, как бы расклешиваются. При этом эпидермальные клетки внутренних (брюшных) поверхностей этих отги-



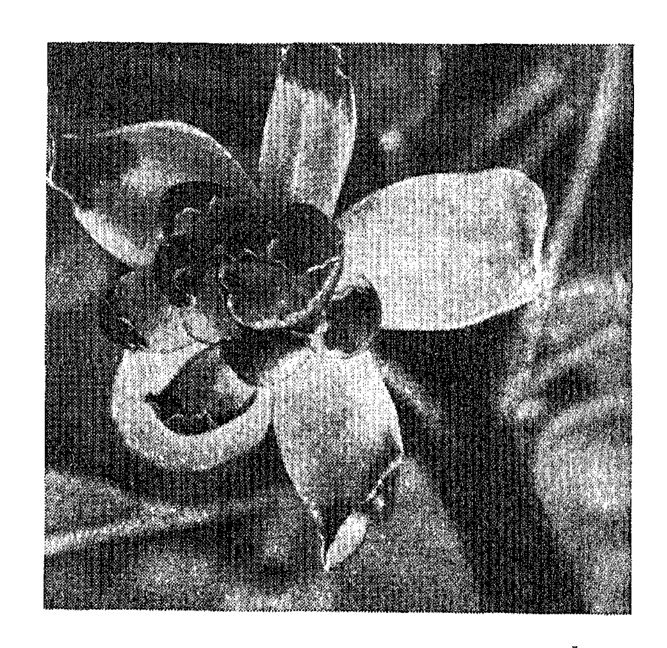


Рис. 57. Цветок и бутон дегенерии фиджийской (Degeneria vitiensis).

бающихся частей развиваются в сосочковидные железистые волоски. Образование волосков распространяется и наружу, доходя до самых краев плодолистика, и внутрь полости плодолистика, где в конце концов заходит за линию прикрепления семязачатков. В результате узкая щель между брюшными поверхностями, лежащими кнаружи от места прикрепления семязачатков, оказывается закрытой тесно сомкнутыми сосочковыми волосками. К моменту цветения волоски на отогнутых частях образуют густой войлок и многие из волосков становятся двух- и трехклеточными, в то время как в самой полости они не удлиняются так сильно и остаются одноклеточными. Таким образом, бо́льшая часть брюшной поверхности плодолистика равномерно покрывается сосочками. Как показал известный индийский ботаник Б. Г. Л. Свами (1949), сосочковая область плодолистика играет роль в улавливании пыльцевых зерен, в их прорастании и прохождении пыльцевых трубок. Таким образом, вполне сформировавшегося рыльца у дегенерии нет, и его еще не локализованная рыльцевая поверхность, тянущаяся вдоль отогнутых наружу краев плодолистика, еще больше подчеркивает его примитивность. Попадая на покрытые сосочками отогнутые края плодолистика, пыльцевые зерна прорастают и пыльцевая трубка, не проникая нигде в ткань плодолистика, прокладывает себе путь по покрытой сосочками внутренней поверхности. Достигая области прикрепления семязачатков, пыльцевая трубка проходит между фуникулусами и, прорастая немного дальше, в конце концов поворачивает в сторону микропиле семязачатка.

Между плодолистиком и тычинками расположено 9—16 продолговато-лопатчатых стаминодиев (стерильных тычинок), снабженных тремя жилками. Верхушки стаминодиев округлые и с внутренней стороны явственно капюшоновидные. Иногда стаминодии несут рудиментарные микроспорангии, что лишний раз доказывает их происхождение из тычинок. Стаминодии играют роль приманки для жуков. По наблюдениям автора этих строк, сделанных им на острове Вити-Леву в 1971 г., дегенерия опыляется мелкими жуками рода гаптонкус (Haptoncus) из семейства блестянок (Nitidulidae). Позднее энтомологи Зоологического института Академии наук СССР описали этих жуков как новый вид (H. takhtajani). Таким образом подтвердилось предположение, что дегенерия, как и другие примитивные цветковые, опыляется жуками. Почти в каждом цветке дегенерии можно видеть множество мелких желтовато-коричневых жучков, густо покрытых желтоватыми волосками. Жучков привлекают сочные стаминодии. Края верхушки стаминодиев сплошь и рядом бывают изгрызаны этими жуками. Перелетая с цветка на цветок, они переносят пыльцу на волосатых лапках и способствуют опылению. В плодолистике развивается множество (24—26) семязачатков.

Плод дегенерии довольно крупный, длиной около 5 см, продолговато-эллипсоидальный, многосемянный, расположенный под углом к плодоножке. Околоплодник внутри мяси-

стый, но снаружи при созревании твердеет и, пока плод находится на дереве, не раскрывается. По наблюдениям А. Смита, сделанным им в природе, плоды дегенерии раскрываются вдоль брюшного шва уже на земле. Таким образом, плод дегенерии является своеобразной листовкой.

Большой интерес представляет строение семян дегенерии. Внешний интегумент превращается в двухслойную кожуру. Наружный ярко окрашенный слой мясистый, в то время как внутренний слой твердый, причем твердость эта определяется не клеточными стенками, которые остаются тонкими и не одревесневают, а содержимым клеток, которое при созревании семени твердеет. Самой замечательной особенностью семени дегенерии является его зародыш. Дело в том, что у этого относящегося к двудольным растения зародыш никогда не бывает двудольным: обычно он с тремя, а часто даже с четырьмя семядолями (примерно у 13% семян). В пределах порядка магнолиевых зародыши с тремя семядолями встречаются у некоторых видов магнолии, например у магнолии крупноцветковой (Magnolia grandiflora) и магнолии звездчатой (M. stellata), но у них это отклонение от нормы, а не правило. Есть основания рассматривать наличие 3—4-семядольного зародыша как примитивный признак — наследие древних голосеменных предков.

СЕМЕЙСТВО ЭВПОМАТИЕВЫЕ (EUPOMATIACEAE)

Во время путешествия в Австралию в 1802—1803 гг. знаменитый английский ботаник Роберт Браун открыл новый вид и новый род примитивного цветкового растения, названный им *эвпоматия лавровая* (Eupomatia laurina, рис. 58). Спустя более чем полстолетие был обнаружен второй вид — *эвпоматия Беннетта* (E. bennettii, табл. 4) — и с тех пор уже больше не находили новых видов этого рода. Таким образом, род эвпоматия состоит только из двух видов. Он распространен в прибрежной зоне Восточной Австралии от полуострова Кейп-Йорк на юг до Восточной Виктории и в восточной части острова Новая Гвинея. Роберт Браун отнес новый род к семейству анноновых, но немецкий ботаник С. Эндлихер (1841) выделил его в самостоятельное семейство эвпоматиевых, признаваемое теперь всеми ботаниками.

Как и большинство представителей порядка магнолиевых, эвпоматия сочетает признаки очень примитивные с признаками специализации. Это небольшие деревца или кустарники, притом кустарники настоящие, так как от очень своеобразного клубневидного главного корня отходит несколько отдельных стволов. Иногда деревья достигают 15-метровой высоты. Листья простые, цельные, перистонервные, кожистые, лишенные прилистников, устьица с 2 побочными клетками.

Одной из замечательных особенностей эвпоматии является строение проводящих тканей. Исключительно примитивны сосуды, членики которых очень длинные и узкие, с очень косыми конечными стенками, а перфорация их лестничная, с многочисленными (до 150) перекладинами. Ситовидные трубки также длинные и тонкие, с заостренными концами.

Цветки у E. laurina расположены на верхушках коротких боковых побегов, а у E. bennettii — на верхушках длинных, облиственных древесных стеблей, отходящих непосредственно от клубневидных корней. Цветки средних размеров, обоеполые, безлепестные. Нераспустившийся цветок защищен опадающим колпачком (калиптрой), прикрепленным к краю расширенного и вогнутого цветоложа. Некоторые авторы, начиная с Эндлихера, рассматривали колпачок как видоизмененный околоцветник, в котором чашелистики и лепестки полностью слились в одно целое, но, вероятно, более правильно мнение Б. М. Байона (1868—1870), А. Имса (1961), П. К. Эндресса (1977) и целой группы других ученых, согласно которому цветки эвпоматии безлепестные, а колпачок представляет собой видоизмененный прицветничек.

Тычинки эвпоматии многочисленные, расположены по краю вогнутого цветоложа, лентовидные, книзу расширенные, а на верхушке продолженные в заостренный надсвязник. В распустившемся цветке тычинки отогнуты книзу. Внутренние тычинки превращены в многочисленные мясистые, ярко окрашенные, пахучие, широкие лепестковидные стаминодии, образующие своего рода ложный околоцветник, который, в отличие от настоящего околоцветника, является внутренним, а не внешним. По краям и на поверхности этих лепестковидных стаминодиев имеются специальные пищевые тельца, которые служат для привлечения опылителей.

Пыльцевые зерна почти гладкие, с одной опоясывающей бороздой. Важно также отметить, что, подобно пыльцевым зернам дегенерии, эктэкзина пыльцевых зерен эвпоматии гомогенная, лишенная колумелл.

Гинецей синкарпный, но синкарпия у эвпоматии очень своеобразная. Многочисленные плодолистики расположены спирально на вогнутой поверхности чашевидного цветоложа. Но, несмотря на то что гинецей синкарпный, плодолистики сохранили ряд примитивных призна-

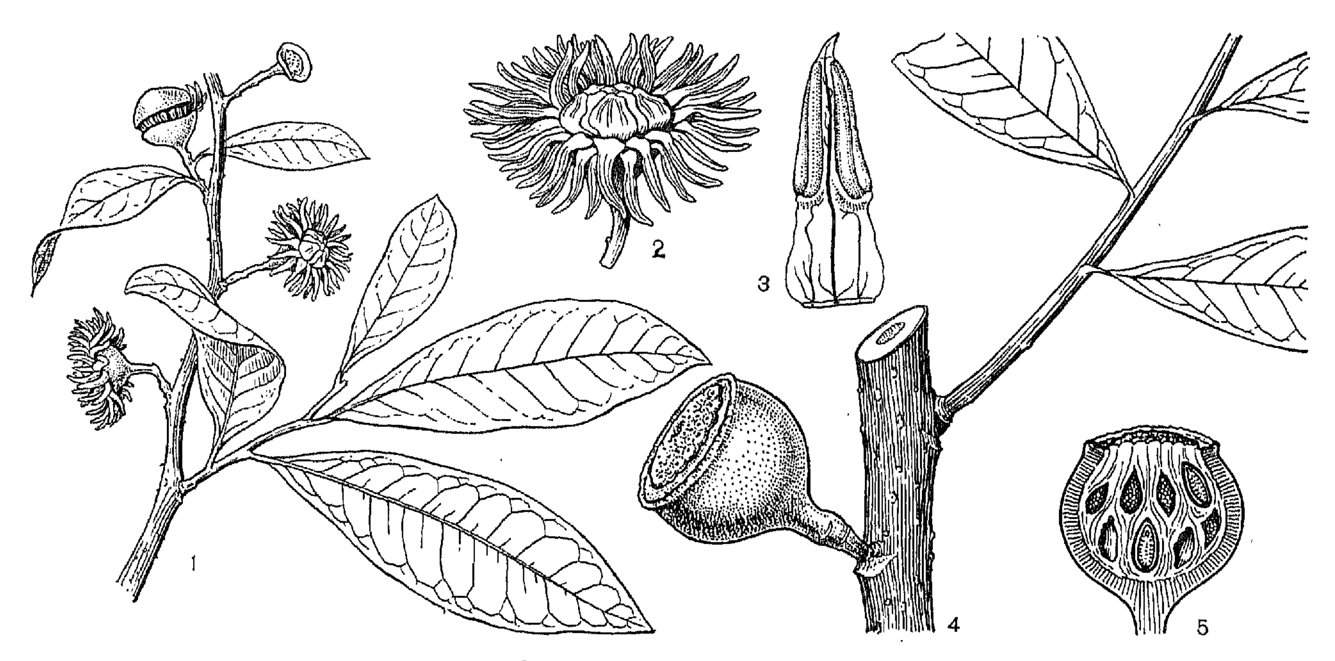


Рис. 58. Эвпоматия лавровая (Eupomatia laurina):
1 — ветвь с цветками и бутоном; 2 — цветок; 3 — тычинка; 4 — ветвь с плодом; 5 — плод в продольном разрезе.

ков. Они лишены столбика и в верхней части слегка открыты. Рыльце ограничено верхушкой плодолистика, но покрытая сосочковидными волосками поверхность простирается внутрь плодолистика. В каждом гнезде имеются многочисленные семязачатки, расположенные близ краев плодолистика.

Исключительный интерес представляет опыление эвпоматии, впервые детально исследованное А. Дж. Гамилтоном (1897), а затем А. Т. Хотчкиссом (1958). Опыление производится одним из видов жуков-долгоносиков из рода эллесходес (Elleschodes hamiltoni). Мелких, покрытых волосками жуков привлекают стаминодии. У эвпоматии лавровой внешние стаминодии прямостоячие, в то время как более короткие внутренние стаминодии загнуты внутрь и плотно прикрывают гинецей с пучками рыльцевых сосочков, рассеянных по его поверхности. Жуки, которых привлекает сильный запах стаминодиев, прогрызают их основания и попадают в полость, образованную внутренними стаминодиями. Внутри этой полости они долгое время питаются краями стаминодиев, покрытыми сосочковидными волосками, и подушечковидными пищевыми тельцами. У эвпоматии Беннетта стаминодии не образуют столь замкнутой полости, как у эвпоматии лавровой. В обоих случаях жуки попадают временно в своеобразную ловушку.

Плод ягодообразный. Семена с очень маленьким зародышем и обильным руминированным эндоспермом.

СЕМЕЙСТВО ГИМАНТАНДРОВЫЕ (HIMANTANDRACEAE)

В это семейство входит лишь один маленький австралийский род, который, как это часто случается, был описан дважды. В 1887 г. известный исследователь флоры Австралии Фердинанд фон Мюллер дал этому роду провизорское название *гимантандра* (Himantandra), но оставил его без описания. Позднее Ф. М. Бэйли описал этот род по всем правилам ботанической систематики под названием *гальбулимима* (Galbulimima). Последнее название принято поэтому как законное, но название семейства, данное в 1917 г. известным немецким ботаником Л. Дильсом по первому, отвергнутому названию рода, сохранилось, что отнюдь не противоречит правилам ботанической номенклатуры.

В роде гальбулимима всего 2 вида, один из которых распространен в Северо-Восточном Квинсленде, а второй — в Новой Гвинее и на Молуккских островах. Довольно высокие деревья с простыми, цельными, перистонервными кожистыми листьями, лишенными прилистников (рис. 59). Нижняя поверхность листьев, так же как веточки, цветоножки и прицветнички (в том числе колпачки, покрывающие бутон), густо покрыты характерными бурыми щитовидными (пельтатными) волосками. Устьица с 2 побочными клетками. Анатомическое строение стеблей имеет много общего с таковым дегенерии, но в то же время заметно более

Рис. 59. Гальбулимима Белграва (Galbulimima belgraveana):
1 — ветвь с цветком и бутоном; *2* — открывающийся бутон; *3* — тычинка; *4* — тычинка на поперечном разрезе в области пыльников; *5* — плод.

специализировано. В ксилеме зрелой древесины членики сосудов гальбулимимы с простой перфорацией, но в молодых стеблях наряду с простой перфорацией имеется также и лестничная.

Цветки относительно довольно крупные, одиночные, расположены на верхушках коротких пазушных побегов или наряду с верхушечным цветком имеется также один или два боковых цветка, что указывает на то, что в прошлом было развито верхоцветное соцветие, которое впоследствии редуцировалось до одного верхушечного цветка. Нераскрывшийся цветок прикрыт двумя колпачками (калиптрами), расположенными один внутри другого. Исследования П. К. Эндресса (1977) подтверждают мнение Л. Дильса (1917), что оба колпачка представляют собой, подобно колпачку эвпоматии, видоизмененные прицветнички.

Андроцей состоит из многочисленных тычинок, из которых самые внешние и самые внутренние превращены в стаминодии. Таким образом, у гальбулимимы мы имеем две серии стаминодиев — внешние, расположенные между фертильными тычинками и околоцветником и играющие роль лепестков, и внутренние, расположенные между тычинками и гинецеем и несущие пучки волосков, как у эвпоматии. Тычинки не дифференцированы на нить и связник и представляют собой длинные лентовидные пластинки с длинными надсвязниками. Микроспорангии погруженные, но, в отличие от дегенерии и эвпоматии, короткие и расположены на внешней стороне пластинки, т. е. открывающиеся наружу (экстрорзные). Пыльцевые зерна однобороздные, почти гладкие, с гомогенной эктэкзиной, более мелкие и более шаровидные, чем у дегенерии.

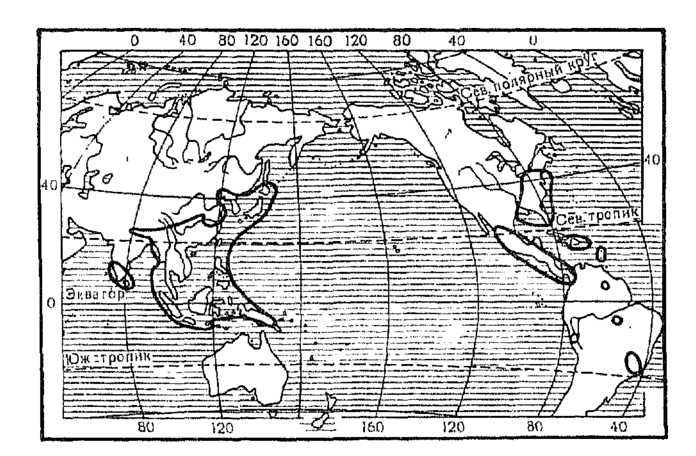
Гинецей гальбулимимы состоит из 7—15 слегка сросшихся плодолистиков, расположенных спирально на конической верхушке цветоложа. Плодолистики кондупликатные, но ясно дифференцированы на завязь и удлиненный столбик с низбегающим рыльцем, покрытым сосочковидными волосками. Слегка сросшиеся основаниями во время цветения плодолистики сильно срастаются при плодах. В каждом плодолистике по одному или очень редко по 2 висячих семязачатка. Семязачатки анатропные.

Цветки гальбулимимы опыляются жуками, но детали процесса опыления не изучены.

Плоды шарообразные, мясистые, красные, 6—10-гнездные. Семена с маленьким зародышем и обильным маслянистым эндоспермом.

СЕМЕЙСТВО МАГНОЛИЕВЫЕ (MAGNOLIACEAE)

С дегенериевыми имеет много общего семейство магнолиевых, которое, однако, в некоторых отношениях более подвинуто. В этом семействе 12 родов и около 230 видов, распространенных главным образом в субтропических областях северного полушария (карта 2). Магнолиевые сосредоточены преимущественно в Во-



Карта 2. Ареал семейства магнолиевых.

сточной и Юго-Восточной Азии, а также на юго-востоке Северной Америки, в Центральной Америке и в Вест-Индии. Самая большая концентрация магнолиевых наблюдается в Восточных Гималаях, в Юго-Западном Китае и в Индокитае. Лишь немногие виды распространены в южном полушарии, где они встречаются на Малайском архипелаге и в Бразилии. Некоторые виды рода *магнолия* (Magnolia) заходят довольно далеко на север, а широко распространенная в Японии листопадная *магнолия обратнояйцевальная* (M. obovata, табл. 5) доходит до северной оконечности острова Хоккайдо и встречается на Курильских островах (остров Кунашир).

Замечательно, что в Восточной и Юго-Восточной Азии не только самая большая концентрация магнолиевых, но и бо́льшая часть примитивных родов и видов произрастает здесь. Так, исключительно в Азии встречается наиболее архаический в семействе род *манглиетия* (Manglietia), распространенный от Восточных Гималаев, Ассама и Южного Китая через Таиланд и Индокитай до Явы. Самые примитивные виды родов магнолия и *талаума* (Talauma) произрастают от Восточных Гималаев, Ассама, Юго-Западного Китая и Верхней Бирмы через Индокитай до Малайского архипелага.

Представители магнолиевых встречаются как на низменностях, так и в горах. Азиатские виды — *ароматендрон поникающий* (Aromadendron nutans) и *талаума сингапурская* (Talauma singapurensis) — и североамериканская *магнолия вирджинская* (Magnolia virginiana, табл. 5) часто растут на низких заболоченных местах и торфяных болотах. Но наиболее обильны магнолиевые в горных лесах, особенно в мшистых лесах высокогорий.

Магнолиевые — деревья, часто довольно крупные, реже кустарники. Некоторые виды магнолии и манглиетии достигают в высоту 35—40 м, а американское *тюльпанное дерево* (Liriodendron tulipifera, табл. 5) — до 75 м. Ни одно из деревьев в восточных районах США не превосходит тюльпанное дерево в величии и грандиозности прямых колоннообразных стволов, достигающих в окружности 10 м.

Листья у магнолиевых очередные, простые, перистонервные, вечнозеленые или опадающие. Листовая пластинка у большинства видов цельная, иногда выемчатая на верхушке или лопастная, как у тюльпанного дерева. Некоторые виды магнолии и талаумы (*магнолия трехлепестная* — Magnolia tripetala, магнолия обратнояйцевальная, *талаума двенадцатилепестная* — Talauma dodecapetala) отличаются очень крупными листьями — длиной до 40 см и шириной до 20 см (табл. 6). У *магнолии крупнолистной* (Magnolia macrophylla) листья достигают в длину 1 м.

Для магнолиевых, в отличие от предыдущих семейств, характерно наличие прилистников. Прилистники обычно крупные, окружающие стебель и защищающие почки. Они рано опадают и оставляют кольцеобразный рубец вокруг узла. Прилистники могут более или менее прирастать к черешку или быть полностью свободными. Сросшиеся с черешком прилистники после опадения оставляют рубец на верхней поверхности черешка. Сходные кольцеобразные рубцы оставляют один или несколько покрывалообразных прицветничков, расположенных на цветоножке и опадающих по мере раскрывания цветка. Прицветнички состоят из черешка и пары сросшихся видоизмененных прилистников. Расположенные спирально прицветнички окружают молодые бутоны.

Устьица у магнолиевых с 2 побочными клетками, а древесина довольно примитивная и членики сосудов большей частью с лестничной перфорацией.

Цветки у магнолиевых часто крупные (у магнолии крупнолистной цветки достигают в диаметре 32—46 см, табл. 6) и яркие, обоеполые или в редких случаях однополые (у рода *кмерия* — Kmeria), энтомофильные, обычно одиночные, расположенные на концах ветвей или реже в пазухах листьев. У некоторых азиатских видов магнолии цветки распускаются ранней весной, до появления листьев (иногда уже в феврале), тогда как другие цветут одновременно с появлением листьев или после их развития. Рано цветущие азиатские виды магнолии представляют интерес для садоводов.

Цветоложе у многих представителей семейства (особенно у азиатской *магнолии крылоплодной* — Magnolia pterocarpa) значительно вытянуто. С длинной цветочной осью обычно бывает связано спиральное расположение частей околоцветника, тычинок и плодолистиков, у магнолиевых же спиральное расположение

наблюдается лишь у тычинок и плодолистиков, тогда как члены околоцветника расположены уже более или менее циклически, особенно члены внешнего круга.

Околоцветник магнолиевых 3—6-членный, в двух или более кругах. Члены околоцветника свободные, черепитчатые, мясистые, окрашенные, обычно более или менее сходные, но у некоторых видов магнолии (например, у китайской *магнолии лилиецветковой* — Magnolia liliflora, табл. 7) и микелии (например, у *микелии Манна* — Michelia mannii) члены внешнего круга значительно меньших размеров, зеленые и больше напоминают чашелистики. В пределах семейства число членов околоцветника колеблется от 21 (некоторые виды магнолии и микелии) до 6—7 (род кмерия и некоторые виды микелии).

Тычинки многочисленные, свободные, расположенные спирально, более или менее лентовидные и обычно еще не расчлененные на нить и связник (рис. 60, табл. 8), большей частью 3-нервные и в большинстве случаев продолженные выше пыльников (с надсвязником), что особенно хорошо выражено у рода *аромадендрон* (Aromadendron), распространенного на Малаккском полуострове и на островах Малайского архипелага. Надсвязники аромадендрона щетинистые, очень длинные, такой же длины, как микроспорангии или длиннее их. Попарно сближенные микроспорангии обычно глубоко погружены в ткань тычинки. У некоторых тропических видов магнолиевых (некоторые виды *элмериллии* — Elmerillia, талаумы, манглиетии и магнолии) можно наблюдать один из самых примитивных типов тычинок, в известной мере сравнимых с тычинками дегенерии и гальбулимимы. Но наряду с широкими примитивными тычинками у магнолиевых встречаются более или менее дифференцированные тычинки (некоторые виды магнолии и микелии, тюльпанное дерево), у которых хотя и нет еще настоящей нити, но стерильная часть несколько суженная.

Пыльцевые зерна у магнолиевых очень примитивного типа, с одной дистальной бороздой, более или менее лодочковидные, гладкие, ямчатые, шероховатые или редко бородавчатые (тюльпанное дерево).

Гинецей магнолиевых (рис. 60) в большинстве случаев состоит из многих, иногда многочисленных плодолистиков, но у рода *пахиларнакс* (Pachylarnax) от 8 до 2 плодолистиков, а у *микелии горной* (Michelia montana) имеется только один плодолистик (результат редукции). У манглиетии, талаумы, аромадендрона, большинства видов магнолии, тюльпанного дерева и других магнолиевых плодолистик сидячий, у *алцимандры* (Alcimandra), микелии, *парамикелии* (Paramichelia) и *цунгиодендрона* (Tsoongiodendron) он сидит на более или менее длинной ножке (так называемом гинофоре). Плодолистики, как и тычинки, расположены спирально. У манглиетии, магнолии, большинства видов микелии, некоторых видов элмериллии и тюльпанного дерева они свободные, но у талаумы они более или менее сросшиеся у основания, а у аромадендрона, пахиларнакса, кмерии, парамикелии и цунгиодендрона сросшиеся в своеобразный синкарпный гинецей. У манглиетии и элмериллии края кондупликатных плодолистиков во время цветения полусвободные (лишь слегка сросшиеся), у микелии полностью сросшиеся лишь в нижней части, а у остальных родов они сросшиеся по всей длине. Число семязачатков в каждом плодолистике (свободном или сросшемся) варьирует от многочисленных у цунгиодендрона, 14—4 у манглиетии и 8—4 у пахиларнакса до 2 у большинства родов (у некоторых видов микелии иногда только один семязачаток). Семязачатки анатропные.

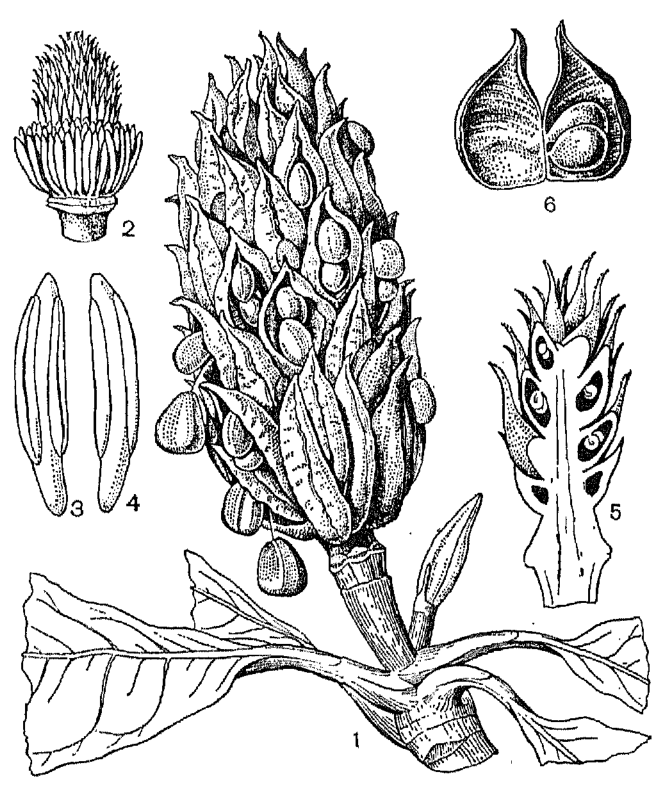


Рис. 60. Магнолия трехлепестная (Magnolia tripetala):
1 — веточка с плодом-многолистовкой; *2* — цветок (чашечка и венчик удалены); *3* — тычинка (вид сзади); *4* — тычинка (вид спереди); *5* — продольный разрез гинецея; *6* — раскрытый плодолистик.

Большой интерес представляет процесс опыления у магнолиевых. Для многих, а может быть даже для большинства видов, характерна протогиния, которая, как мы уже знаем из общего раздела об опылении цветковых расте-

ний, заключается в том, что рыльца воспринимают пыльцу еще до раскрывания пыльников, что почти исключает самоопыление. Особенно часто протогиния наблюдается у видов магнолии. Однако встречаются протандричные магнолиевые, как, например, китайская вечнозеленая *магнолия Делавэ* (Magnolia delavayi, табл. 3).

Начиная с классических работ итальянского ботаника Ф. Дельпино (1868—1875), накопилось много данных, показывающих роль жуков в опылении магнолиевых. Жуки проникают в бутоны, а также в закрытые и раскрытые цветки, питаются рыльцами, пыльцой, нектаром и выделениями лепестков. Цветки магнолии приспособлены к опылению только жуками. У многих видов магнолии рыльца готовы к восприятию пыльцы в бутоне или перед самым раскрытием цветка (магнолия вирджинская, *магнолия крупноцветковая* — M. grandiflora), когда только жуки могут проникнуть внутрь его в поисках пищи. Механизм согласованных движений членов околоцветника (открывание и закрывание их), рыльца и тычинок мешает другим насекомым (пчелам, осам, мухам) получать доступ к цветкам до тех пор, пока рыльца и тычинки не перестанут функционировать. Осы часто посещают цветки некоторых магнолий. Например, они наблюдались в цветках североамериканской магнолии трехлепестной. Но было замечено, что эти насекомые посещают только полностью раскрытые цветки, когда рыльца уже перестают воспринимать пыльцу. Поэтому ос нельзя рассматривать как сколько-нибудь важных опылителей магнолий. Пчелы также пытаются безуспешно проникнуть в нераскрытые цветки некоторых видов магнолии (например, магнолии крупноцветковой). Но как и осы, они не могут быть эффективными опылителями, так как получают доступ к цветку только после того, как рыльца и тычинки перестанут функционировать. Мухи также посещают цветки ряда видов магнолии, но тоже не являются важными опылителями. Большое количество пищи, особенно пыльцы, доступное только для жуков, заставляет их в течение длительного времени ползать по всему цветку, так что они проводят значительно больше времени на отдельном цветке, чем мухи или пчелы. Жуки проникают в цветки на всех стадиях их развития и могут выходить из них в любое время. Как происходит процесс опыления, можно видеть на примере хорошо известной магнолии крупноцветковой. Во время сезона цветения — от середины марта до конца июля — деревья этого вида усыпаны многочисленными цветками, находящимися на разных стадиях развития. Перед тем как бутоны начинают раскрываться, рыльца становятся способными воспринимать пыльцу и жуки проникают в бутоны. В это время у основания членов околоцветника и на гинецее в зонах между рыльцами выделяется нектароподобное вещество, тычинки прижаты к цветоложу. Бутоны раскрываются в течение дня в различное время, чаще в утренние часы, и при этом основания внутренних членов околоцветника плотно прижимают тычинки к цветоложу. Жуки в бутонах и только что раскрывшихся цветках сначала жуют цветоложе, затем поедают нектар и пыльцу, а в процессе ползания по цветку они переносят ее на рыльца (возможно самоопыление). Вечером цветки закрываются, причем три внутренних члена околоцветника складываются плотно вдоль гинецея, тем самым вынуждая насекомых оставаться в цветке против рылец. Ночью рыльца не воспринимают пыльцу, а нектар не выделяется гинецеем. Затем пыльца рассеивается, и утром, когда цветки раскрываются, тычинки растрескиваются и отделяются от цветоложа. Жуки, покидающие в это время цветки, обычно покрыты пыльцой и переходят на другие цветки, осуществляя таким образом перекрестное опыление.

Процесс опыления у других видов магнолий такой же или несколько отличается. Так, у магнолии крупнолистной и *магнолии Эша* (Magnolia ashei) — двух американских видов, замечательных своими огромными листьями, самыми большими в роде магнолия, а также очень крупными цветками, в отличие от других видов магнолий цветки не полностью закрываются на ночь, а члены околоцветника сжимаются вблизи верхушки, образуя канал. Громадные цветки привлекают множество жуков, которые ползают вблизи гинецея, поглощая капли нектароподобного вещества, покрываются липкой жидкостью, а затем пыльцой. Наблюдения показывают, что разные виды магнолий опыляются различными видами жуков. Несмотря на то что нельзя выделить какой-то один определенный вид в качестве основного опылителя, все-таки можно отметить бронзовок (виды Cetonia), блестянок (Conotelus obscurus), усачей (Strangalina luteicornis) как наиболее важных опылителей ряда видов магнолий. Имеются данные, что жуки избирательно посещают различные виды магнолий. Так, на цветках магнолий крупноцветковой и вирджинской, растущих поблизости друг от друга, были собраны совершенно различные жуки. Некоторые жуки обладают морфологическими признаками, которые дают возможность пыльце удерживаться на их тельцах, даже если они не покрыты нектароподобной жидкостью. Так, густые волоски на брюшных частях трихиотинуса собирают и удерживают большие количества пыльцы. У видов магнолий, например у магнолии трехлепестной и магнолии вирджинской, наблюдалось самоопыление.

О способах опыления у других представителей магнолиевых известно немного. По некоторым наблюдениям, в опылении цветков тюльпанного дерева участвуют пчелы, которые обычно перелетают с цветка на цветок одного и того же растения.

Из многоплодолистикового апокарпного гинецея ряда магнолиевых развивается крупный шишковидный апокарпный плод, состоящий из многочисленных отдельных плодиков, спирально расположенных на более или менее длинной цветочной оси (рис. 60). Каждый отдельный плодик раскрывается обычно вдоль спинки (иначе вдоль средней жилки), как, например, у магнолий, хотя у видов магнолий, произрастающих на Больших Антильских островах, плодики часто раскрываются вдоль как спинной, так и брюшной стороны. У рода кмерия плодики раскрываются исключительно вдоль брюшного шва, а у тюльпанного дерева опадающие деревянистые плодики-орешки крылатые, переходящие на верхушке в длинный крылоподобный клюв и совсем не раскрываются. У родов, где произошло большее или меньшее срастание плодолистиков, образуется ценокарпный плод. В зависимости от того, раскрываются ли плодики и как это происходит, плод может выглядеть по-разному. Так, у ароматендрона многочисленные, сросшиеся, нераскрывающиеся плодики образуют очень своеобразный мясистый синкарпный плод. У рода пахиларнакс 2—8 сросшихся деревянистых плодиков открываются вдоль спинки (средней жилки) и образуют примитивный тип локулицидной коробочки. У рода талаума плодики, сросшиеся или только у основания (как у всех азиатских и некоторых американских видов) или более или менее полностью (как у остальных американских видов), растрескиваются кольцом, при этом верхние части опадают и остаются базальные части, сросшиеся с подвешенными семенами. У одного из видов талаумы, произрастающего на Больших Антильских островах, крупный плод, достигающий в диаметре 6—8 см, напоминает формой и размерами плод одного из видов анноны (Annona). Плодолистики, мясистые в цветке, становятся деревянистыми в плоде. Такие же деревянистые плодики у цунгиодендрона; как и плодолистики талаумы, они раскрываются кольцом, причем верхние части опадают, а базальные части с семенами сохраняются.

У магнолий обычно развиваются два семени, хотя часто созревает только одно. Свежие семена магнолий розовые, красные или оранжевые. Цвет их определяется мясистой внешней частью семенной кожуры (саркотестой), очень отличающейся от внутренней лигнифицированной склеротесты. Саркотеста характерна для семян всех магнолиевых, за исключением тюльпанного дерева, у которого семенная кожура прирастает к эндокарпию. У магнолиевых с раскрывающимися плодиками или плодами семена висят на шелковистых нитеподобных семяножках. Крошечный зародыш окружен обильным маслянистым эндоспермом, который у некоторых видов содержит более 50% масла.

Ароматная, сочная и ярко окрашенная саркотеста привлекает птиц, которые часто поедают семена, как только они освобождаются из плодов, и тем самым способствуют их распространению. У тюльпанного дерева диаспорами являются не семена, а крылатые орешки, распространяемые ветром.

Семейство магнолиевых систематики подразделяют на две неравные группы. В первую группу включают 11 родов, во вторую — только один род — тюльпанное дерево. Большинство систематиков считают эти две группы трибами (Magnolieae и Liriodendreae), но, вероятно, более прав американский ботаник Роберт Торн (1976), который возводит их в ранг подсемейств (Magnolioideae и Liriodendroideae). Различия между ними сводятся к следующему: у подсемейства магнолиевых пыльники интрорзные или латрорзные, плодики раскрывающиеся или образуют ценокарпный гинецей, семенная кожура свободная от околоплодника и имеет саркотесту, листья цельные или иногда 2-лопастные на верхушке; у подсемейства лириодендроновых пыльники экстрорзные, плодики нераскрывающиеся (орешки), опадающие, семенная кожура приросшая к околоплоднику и лишена саркотесты, листья 2—10(обычно 4—6)-лопастные.

Многие представители магнолиевых обладают высокими декоративными качествами, легко разводятся и очень ценятся в садоводстве. Виды магнолий принадлежат к числу наиболее популярных деревьев и кустарников, разводимых для декоративных целей. В странах с умеренным климатом более всего ценятся рано цветущие листопадные восточноазиатские виды, особенно японские *магнолия звездчатая* (Magnolia stellata), *магнолия иволистная* (M. salicifolia), *магнолия кобус* (M. kobus, табл. 7), китайские *магнолия обнаженная* (M. denudata) и *магнолия лилиецветковая* (M. liliflora, табл. 7), а также гибридная *магнолия Суланжэ* (M. soulangeana, гибрид между M. denudata и M. liliflora). Из числа вечнозеленых видов наиболее широко культивируется американская *магнолия крупноцветковая* (M. grandiflora, табл. 8). В странах с умеренным климатом разводят ряд других видов магнолий, а также виды манглиетий, микелий и тюльпанного дерева. Из двух видов тюльпанного дерева — американского (Liriodendron tulipifera) и китайского (L. chinense) — в культуре распространен главным

образом первый. Некоторые магнолиевые, как магнолия крупноцветковая и виды микелий (особенно Michelia champaca и M. figo, табл. 7), широко культивируются в тропических странах.

Ценится также древесина некоторых магнолиевых. В США очень ценится древесина тюльпанного дерева, а во Вьетнаме — древесина манглиетии, отличающейся крайне быстрым ростом. Используется также древесина некоторых видов магнолий (в частности, магнолии крупноцветковой) и некоторых других магнолиевых.

Наконец, кора тюльпанного дерева, так же как кора, листья и цветочные почки магнолий и некоторых других магнолиевых, обладают лекарственными свойствами. Некоторые виды магнолий, особенно *магнолию аптечную* (Magnolia officinalis), в Китае широко применяют для медицинских целей. В парфюмерии используют цветки магнолии крупноцветковой.

СЕМЕЙСТВО АННОНОВЫЕ (ANNONACEAE)

Среди представителей одного из крупнейших тропических семейств — анноновых — немало удивительных растений, известных людям с древних времен. В их числе — «священный ухо-цветок ацтеков» (Cymbopetalum penduliflorum); толстые, мясистые лепестки его с завернутым краем удивительно напоминают человеческое ухо. Это и знаменитый *иланг-иланг* (Cananga odorata) родом из тропической Азии; благоухающее масло из лепестков этого растения издавна высоко ценится в производстве духов. Это и растение инков Перу *черимойя* (Annona cherimolia, табл. 9), плоды которой не имеют равных по изысканному вкусу и аромату.

Все анноновые — древесные растения, часто с душистыми листьями и древесиной. Обычно это кустарники или невысокие деревья, лианы или лазящие кустарники, реже высокие (до 45 м) деревья или, напротив, мелкие кустарнички (Annona pygmaea — не более 10 см).

Листья у анноновых простые, цельные, цельнокрайние, с перистым жилкованием, часто с коротким черешком или почти сидячие, без прилистников. Обычно они двурядные, но у южноамериканского рода *тетрамерантус* (Tetrameranthus) спирально расположенные. Листья варьируют от мелких, длиной не более 2—3 см, до очень крупных, иногда длиной до 80 см (у африканской *пиптостигмы красиволистной* — Piptostigma calophyllum), от эллиптических, яйцевидных или обратнояйцевидных до округлых или линейных, похожих на листья злаков. Паренхима листьев и стеблей включает клетки с эфирными маслами. Многие виды содержат алкалоиды (артаботрин, берберин, лириоденин, альфонсеин и др.). *Унонопсис отравляющий* (Unonopsis veneficiorum), произрастающий в лесах долины Амазонки, содержит яд с действием кураре, используемый индейцами для смачивания наконечников стрел. У всех анноновых членики сосудов с простой перфорацией.

Цветки одиночные или в верхоцветных соцветиях, иногда сильно разветвленных, длиной до 2—4 м, пазушные или внепазушные (почти супротивные листьям), терминальные или каулигенные (расположенные на стволе и крупных ветвях). Число листиков околоцветника варьирует. Иногда отсутствуют внутренние лепестки, иногда наружные. Чашелистиков 3, редко их 2, они свободные или более или менее сросшиеся, часто створчатые в бутоне, редко черепитчатые. Лепестков обычно 6, редко 3, 4, 8 (Tetrameranthus) или даже 12 (*фенеривия* — Fenerivia). Они свободные или иногда сросшиеся в короткую трубку, обычно створчатые; лишь для немногих родов характерны лепестки, черепитчато сложенные в бутоне. Лепестки удивительно разнообразны по величине, форме и консистенции — от мелких (длиной не более 3—4 мм, как у *поповии* — Popowia) до крупных, достигающих длины 10—15 см (у *дазимашалона длинноцветкового* — Dasymaschalon longiflorum, *гониоталамуса гигантского* — Goniothalamus giganteus), от округлых или овальных, треугольных, продолговатых до узких и лентовидных. Цветоложе, на котором помещаются тычинки и плодолистики, обычно выпуклое, коническое или слегка уплощенное. У видов *ксилопий* (Xylopia), однако, оно вогнутое, и в кратерообразную полость погружены завязи плодолистиков (рис. 61). У примитивных африканских родов *мишогине* (Mischogyne) и *туссентия* (Toussaintia) имеется цилиндрическое цветоложе (андрогинофор), по бокам которого располагаются многочисленные тычинки, а на верхушке плодолистики.

Многочисленные тычинки (реже их 6—8), тесно скученные на цветоложе, образуют полушаровидную массу, из середины которой выступают плодолистики. Тычинки свободные (только у африканского рода *атопостема* — Atopostema — сросшиеся в короткую трубку), почти сидячие, с вытянутыми экстрорзными или реже латеральными пыльниками. Иногда они разделены поперечными перегородками (рис. 61). Обычно тычинки с толстым связником: продолжаясь выше пыльников, он образует широкий, большей частью щитковидно расширенный надсвязник, который полностью скрывает пыльники, как навес крыши. Такие тычинки характерны, например, для рода *уватия* (Uvaria). У некоторых родов (*милиуса* — Miliusa, *орофея* — Orophea) тычинки с тонким и

узким связником, незначительно выступающим между пыльниками. У *сагереи* (Sageraea) и *анаксагореи* (Anaxagorea costaricensis) самые примитивные тычинки в семействе. Они еще не дифференцированы на нить и связник, а их стерильная часть представляет широкую пластинку, в которую погружены маленькие пыльники. По внешнему виду эти тычинки напоминают примитивные тычинки дегенерии. Изредка в андроцее имеются стаминодии — стерильные тычинки (наружные или внутренние).

Пыльцевые зерна одиночные или собраны в тетрады (по 4) или полиады. В пыльниках с поперечными перегородками каждая тетрада или полиада занимает отдельное гнездо. Они обычно безапертурные или однобороздные, реже с 2 бороздами или с округлой, похожей на пору апертурой. Пыльцевые зерна цимбопеталума образуют гигантские полиады.

Гинецей спиральный и апокарпный у всех анноновых, за исключением африканских родов *монодора* (Monodora) и *изолона* (Isolona), у которых он циклический и паракарпный. Плодолистики многочисленные, редко их несколько или всего один. Многочисленные анатропные семязачатки расположены вдоль стенки завязи в один или два ряда, реже есть всего один базальный семязачаток. У некоторых родов имеется средний интегумент.

Плоды анноновых состоят из отдельных более или менее сочных плодиков, свободных или срастающихся при созревании в ягодообразную массу (псевдосинкарпий), редко плод деревянистый или сухая листовка. Плоды обычно выглядят как кисти шаровидных, продолговатых или похожих на стручки плодиков, сидячих или на ножках; их до 100 у *полиальтии* (Polyalthia, рис. 62). Величиной они от горошины до крупного яблока, оранжевые, пурпурные, черные, желтые, коричневые, реже синие, розовые, часто сочные, иногда кожистые или деревянистые. У некоторых родов, например у *десмоса* (Desmos), плодики четкообразные, расчлененные на односемянные сегменты. Очень редко плодики раскрываются при созревании — это сухие листовки анаксагореи, наиболее примитивные у анноновых и напоминающие листовки магнолий, и ягодообразные плодики ксилопии и цимбопеталума, которые раскрываются вентрально у первого и латерально у второго рода, обнажая многочисленные семена с ариллусами. Сочные плоды псевдосинкарпии характерны для ряда американских и африканских родов, а также для *арарокарпуса* (Ararocarpus) с острова Ява; они от мелких, длиной не более 1 см (у некоторых роллиний), до 30 (у *анноны колючей* — Annona muricata, рис. 63) и даже 50 см (у *анонидиума Манна* — Anonidium mannii). Сочные плоды многих анноновых съедобны. Крупные

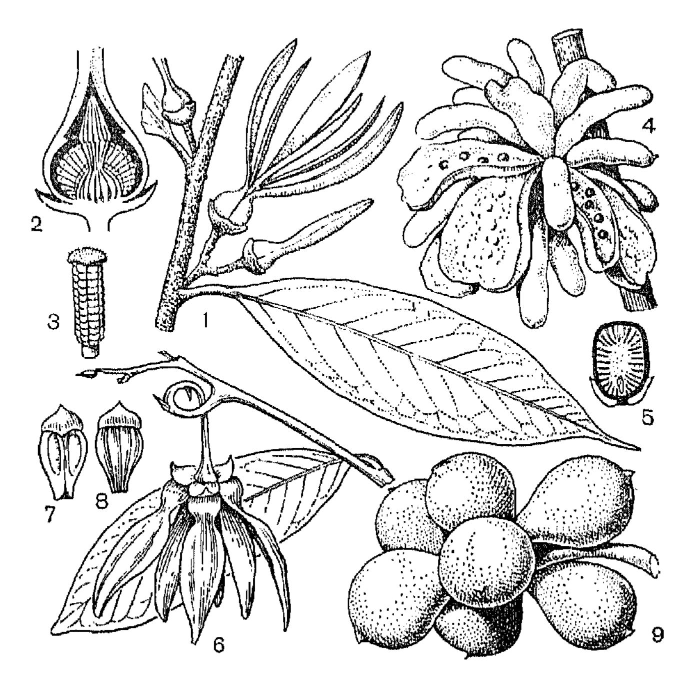
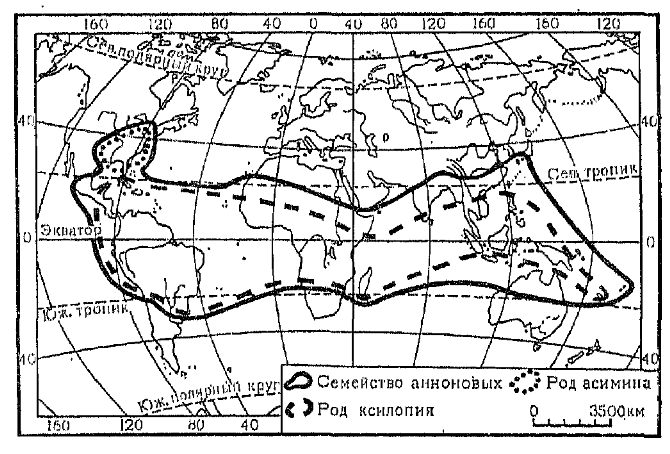


Рис. 61. Анноновые.

Ксилопия эфиопская (Xylopia aethiopica): *1* — часть побега с цветком и бутонами; *2* — продольный разрез нижней части цветка; *3* — тычинка (пыльники с поперечными перегородками); *4* — плод с частично раскрытыми плодиками (видны семена); *5* — продольный разрез семени с руминированным эндоспермом и ариллусом. Артаботрис крючковатый (Artabotrys uncinatus): *6* — цветущий побег с цветком и крючковидно изогнутым цветоносом; *7* — тычинка (вид спереди); *8* — тычинка (вид сзади); *9* — плод.

семена (длиной от 5 мм до 5 см) обычно с гладкой, часто блестящей кожурой, у некоторых родов с ариллусом. У *рихеллы* (Richella) плодики имеют единственное крылатое семя.

Анноновые — самое большое семейство в порядке магнолиевых — включает 120—130 родов и более 2100 видов, распространенных во всех тропических и отчасти субтропических странах обоих полушарий; наибольшее количество видов произрастает в Старом Свете (карта 3).



Карта 3. Ареалы семейства анноновых и родов ксилопия и асимина.

В умеренной зоне встречается лишь североамериканский род *асимина* (Asimina), один из видов которого (*асимина трехлопастная* — A. triloba) распространен на север до Великих озер (43° северной широты). Южная граница ареала семейства в Южной Бразилии, Южной Африке и Восточной Австралии более или менее совпадает с 30° южной широты. Анноновые широко распространены в Южной и Юго-Восточной Азии, на островах Океании, в Австралии. Единственный представитель семейства, общий для трех больших континентов, — род *ксилопия* (Xylopia), более 150 видов которого встречается в тропиках Америки, Африки, Азии до островов Фиджи и острова Новая Каледония. Род апаксагорея, кроме Центральной и Южной Америки, где сосредоточено большинство его видов, встречается также в Индийской, Индокитайской и Малезийской областях.

Рис. 62. Каулифлория у полиалтии (Polyalthia sp.).

Большинство видов анноновых — обитатели влажных тропических лесов. Это растения нижнего древесного яруса и подлеска. Обычно они встречаются на небольших высотах. Так, на полуострове Малакка они довольно редки выше 600 м над уровнем моря, однако отдельные горные виды поднимаются до 1200—1500 м. В Южной Америке анноновые, как правило, встречаются ниже 1300 м над уровнем моря, некоторые же виды — на высоте 1800—2000 м, даже 2600 м (*раймондия черимойевидная* — Raimondia cherimolioides, Колумбия). Анноновые особенно обильны вдоль рек и ручьев, в периодически затопляемых долинах, в заболоченных лесах. Во влажных тропических лесах они нередко представлены крупными (высотой 30—45 м) деревьями. В основании стволов некоторых деревьев имеются небольшие (высотой 1—2 м) досковидные корни. У ряда африканских видов ксилопий присутствуют ходульные корни, например у *ксилопии красноватой* (Xylopia rubescens), *ксилопии ржавой* (X. ferruginea), *ксилопии Штауда* (X. staudtii), *ксилопии эфиопской* (X. aethiopica), у двух последних видов корни также досковидные. На пресноводных болотах, в заболоченных лесах и затопляемых низинах в Западной Африке ксилопия Штауда образует своеобразные воздушные корни, выступающие вверх из субстрата на высоту до 2 м. Они отходят от горизонтальных корней дерева и распространяются вокруг него на расстояние до 10 м. Эти корни на начальной стадии напоминают пневматофоры мангровых растений; затем они образуют многочисленные боковые ветви, которые растут по направлению к почве и укрепляются в иле. У той же ксилопии на хорошо дренированных почвах воздушные корни отсутствуют. Во влажных лесах, особенно Старого Света, обильны лиановидные анноновые — лазящие кустарники и лианы, которые нередко взбираются на верхушки высоких деревьев и достигают в длину 30—40 м, а *фиссистигма Кинга* (Fissistigma kingii) даже 45 м при толщине ствола 40—50 см. У рода *артаботрис* (Artabotrys, рис. 61) цветонос крючкообразно изогнут и преобразован в орган лазания. Ось соцветия уплощена с боков и одревесневает. Цветки образуются лишь на выпуклой, наружной стороне побега.

Анноновые встречаются также в светлых сухих лесах и в саваннах Родезии и Южной Анголы, в каатинге (сухом редколесье) и кампосах (саваннах) внутренних сухих районов Южной Америки (в Бразилии и Парагвае). Они часто представлены там карликовыми кустарничками или даже полукустарниками с корневищами и ежегодно отрастающими более или менее деревянистыми побегами; часто имеют опробковевшую кору, жесткие кожистые листья, хорошо

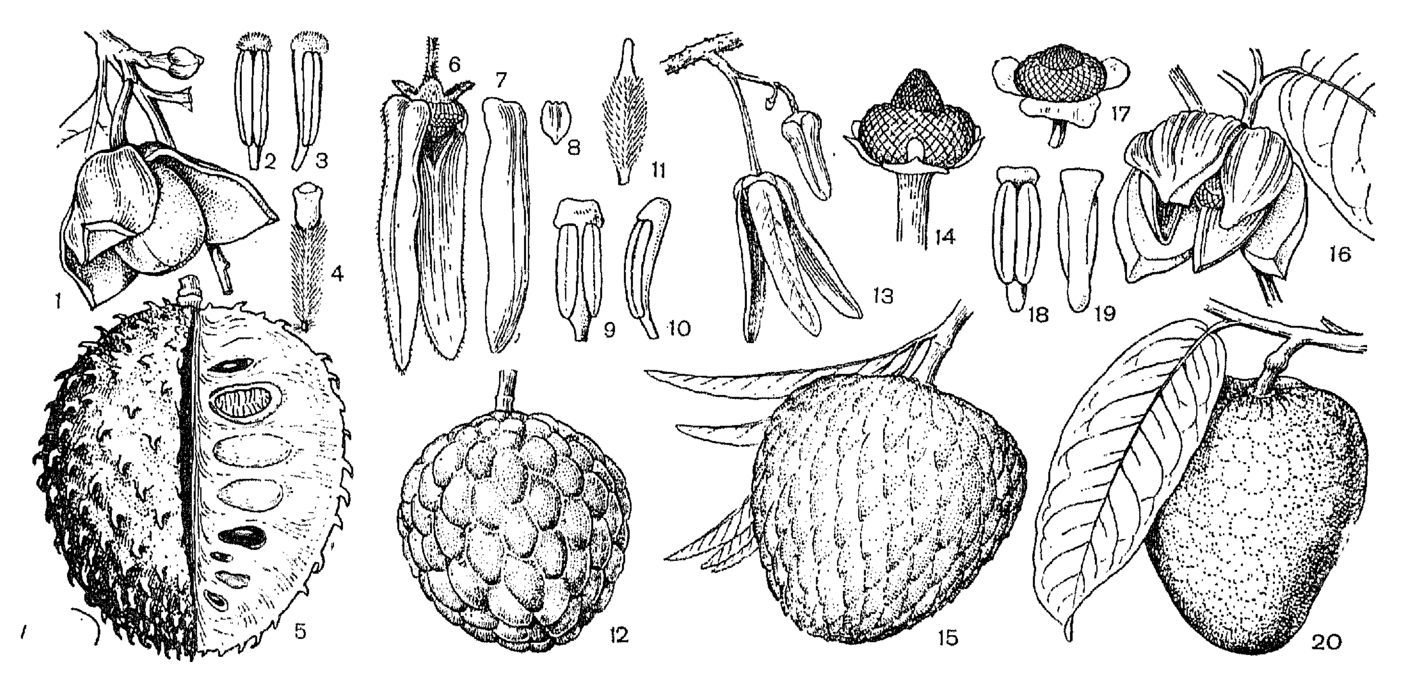


Рис. 63. Цветки и плоды видов рода аннона (Annona).

А н н о н а к о л ю ч а я (A. muricata): *1* — цветок; *2* — тычинка (вид спереди); *3* — тычинка (вид сбоку); *4* — плодолистик; *5* — плод с колючками (дан продольный разрез, видны семена). А н н о н а ч е ш у й ч а т а я (A. squamosa): *6* — цветок; *7* — лепесток наружного круга; *8* — лепесток внутреннего круга; *9* — тычинка (вид спереди); *10* — тычинка (вид сбоку); *11* — плодолистик; *12* — плод. А н н о н а с е т ч а т а я (A. reticulata): *13* — цветок и бутон; *14* — андроцей и гинецей (видны лепестки внутреннего круга); *15* — плод. А н н о н а г о л а я (A. glabra): *16* — цветок; *17* — андроцей и гинецей (лепестки удалены); *18* — тычинка (вид спереди); *19* — тычинка (вид сзади); *20* — плод.

развитые почки с заметными почечными чешуями.

Виды рода *аннона* (Annona) — характерные растения южноамериканских кампосов и африканских саванн. Среди них и *аннона карликовая* (A. pygmaea) из сухой редколесной бразильской саванны. Несколько других видов анноны в Бразилии и Парагвае имеют высоту не более 1 м (*аннона полевая* — A. campestris, *аннона сизолистная* — A. glaucophylla, *аннона оранжевая* — A. aurantiaca и др.). Анноны африканских саванн (*аннона сизая* — A. glauca, *аннона узколистная* — A. stenophylla, *аннона сенегальская* — A. senegalensis) хорошо приспособлены к перенесению частых пожаров.

Замечательный представитель рода аннона — *аннона голая* (A. glabra, рис. 63). Она встречается как в тропической Америке (от Южной Флориды, Багамских островов, Вест-Индии и Южной Мексики до Южной Бразилии и Эквадора — Гуаякиля, на Галапагосских островах), так и на Атлантическом побережье Западной и Экваториальной Африки от Сенегала до Габона. Это растение называют мангровой анноной или болотным яблоком. Низкие вечнозеленые деревья с коротким стволом, в основании которого развиваются досковидные корни, растут на влажных морских берегах, в эстуариях (затопляемых во время прилива устьях рек), по краям мангровых болот, вдоль болотистых берегов рек и ручьев, особенно вблизи моря.

На песчаных прибрежных дюнах и в зарослях кустарников вблизи побережья, а также в сосновых и песчаных саваннах произрастают виды рода *асимина* (Asimina), эндемичные для Флориды. Широко распространенные представители этого рода — *асимина трехлопастная* (A. triloba, рис. 64) и *асимина мелкоцветковая* (A. parviflora) — обитатели мезофильных лесов в поймах рек на плодородных почвах. *Асимина седая* (A. incana), невысокий кустарник, обычный в сосново-дубовой саванне, поселяется часто во Флориде на старых полях. Это сорное растение доставляет немало хлопот фермерам. Оно трудно поддается выкорчевыванию, легко укореняется, прекрасно вегетативно размножается, после выжигания и вырубания быстро отрастает, иногда до 1 м в высоту за один сезон. Имеется указание на присутствие у асимины микоризы.

Необычайно широко у аннон0вых распространена к а у л и ф л о р и я — образование цветков и соцветий непосредственно на стволе и крупных безлистных ветвях. Она принимает разнообразные формы. Наиболее часто соцветия развиваются на толстых ветвях или на стволе (рис. 62, табл. 9). У видов рода *уварион-*

сис (Uvariopsis) с однополыми цветками (*увариопсис Зенкера* — U. zenkeri и др.) мужские цветки возникают на облиственных молодых побегах, а женские — на стволе. У *увариопсиса конголезского* (U. congolana), однодомного кустарника влажных лесов тропической Африки, цветки, образующиеся в основании ствола, свисают на длинных цветоножках (длиной до 45 см) и лежат на земле. Плоды иногда зарываются в землю. В основании ствола *горншухии* (Hornschuchia bryotrophe), растущей в тенистых лесах Восточной Бразилии, образуются длинные, сильно разветвленные побеги с чешуевидными листьями и цветками, которые стелются по земле, а иногда зарываются в землю. Наиболее специализированная форма каулифлории — ф л а г е л л и ф л о р и я (от лат. flagellum — плеть, ус и flos — цветок) — наблюдается у ряда видов *дугетий* (Duguetia sect. Geanthemum), произрастающих в тропических районах Южной Америки, от Бразилии до Восточной Колумбии. У всех 5 видов этой секции своеобразные верхоцветные соцветия образуются на длинных неразветвленных плетевидных побегах, длина которых иногда доходит до 10 м (*дугетия плетевидная* — D. flagellaris); эти побеги возникают в основании ствола и стелются по поверхности почвы; цветки расположены лишь по одну сторону плетей и цветоножки изогнуты вверх. Темно-пурпурные цветки этих растений (D. flagellaris, *дугетия трупная* — D. cadaverica) издают зловонный, подчас трупный запах, очевидно, привлекая насекомых, питающихся падалью.

Цветки анноновых опыляются насекомыми, главным образом мелкими жуками, а также мухами и трипсами. Кроме того, у ряда видов известна автогамия (самоопыление). У многих анноновых цветки некрупные, часто незаметные, с зелеными, зеленовато-желтыми или желтыми, а также белыми, розовыми, оранжевыми, коричневыми, красно-коричневыми, красными или пурпурными лепестками. Однако даже невзрачные на вид цветки часто очень ароматны, нередко с запахом зрелых бананов, ананаса, яблок, лимона, персика или уксусного эфира и обычно с окрашенными в желтый цвет лепестками; иногда же, напротив, они издают неприятный зловонный запах, как асимина трехлопастная с коричнево-красными цветками или упомянутые выше виды дугетии. У видов эндемичного для Мексики и Центральной Америки рода *сапрантус* (Saprantlius) крупные цветки издают запах падали, о чем говорит и название рода (от греч. sapros — гнилой, тухлый и anthos — цветок). Запах цветков анноновых и, очевидно, их окраска имитируют среду, в которой постоянно живут их опылители, в первую очередь жуки. Широко распространена в семействе дихогамия — неодновременное созревание пыльников и рылец. У ряда видов цветки протогиничные, т. е. с рыльцем, способным к восприятию пыльцы при еще не вскрывшихся пыльниках (например, у некоторых видов Annona, Asimina, Monodora, *уварнодендрон* — Uvariodendron и др.). Слегка протогиничные цветки других видов посещаются насекомыми, но при отсутствии опылителей могут быть самоопыляемыми. Некоторые виды анноновых с постоянно закрытыми лепестками являются чисто автогамными.

Чашелистики и лепестки анноновых раздвигаются еще в почке, создавая ложное впечатление, что цветок созрел. Однако лепестки быстро растут в длину и достигают полной величины несколькими днями позже, когда созревают плодолистики и тычинки. У одних анноновых лепестки при цветении звездчато раздвинуты, как у уварии, и тычинки и плодолистики оказываются совершенно открытыми. У большинства видов внутренние лепестки обычно висячих цветков, напротив, более или менее соприкасаются краями, образуя колпачок или купол, который возвышается над тычинками и плодолистиками, закрывая их. Типичный колпачок встречается, например, у ксилопии, гониоталамуса, дазимашалона и др. Вход в цветок у большинства видов закрыт в конце цветения. Ко времени созревания плодолистиков и тычинок лепестки изменяют окраску и начинают издавать сильный запах. Плодолистики увеличиваются в объеме, становятся мягкими и сочными и выделяют липкую жидкость, которая собирается каплями на рыльцах. Именно в это время цветки посещают жуки, привлекаемые ароматом цветков. Колпачок защищает репродуктивные органы от крупных жуков, которые обычно разрушают сочные лепестки, а также, возможно, плодолистики и тычинки, но не от мелких. Маленькие жуки (блестянки — Nitidulidae и долгоносики — Curculionidae) являются основными опылителями цветков анноновых и используют цветок как место для спаривания и откладки яиц. В цветках наблюдались также личинки и куколки жуков, которые питаются соками тканей цветка. Эти жуки чаще всего встречаются на перезрелых фруктах (бананах, манго, апельсинах, гуаяве), а также на плодах некоторых анноновых; плодовые жуки весьма нерегулярные посетители цветков анноновых и поэтому ненадежные опылители. Строение цветка допускает самоопыление при отсутствии насекомых — в конце цветения при опадании лепестков и тычинок. Лепестки сохраняются обычно лишь день после раскрытия пыльников, а затем быстро опадают. Поскольку тычинки плотно прижаты друг к другу, пыльца освобождается из раскрытых пыльни-

ков только при отделении тычинок от цветоложа. Тычинки, увлекаемые опадающими лепестками, опускаются вниз и касаются липких рылец, к которым приклеиваются пыльца и некоторые пыльники, осуществляя таким образом опыление, невозможное до сих пор.

Протогиничные цветки асимины трехлопастной (рис. 64) опыляются главным образом мухами, которых привлекает запах цветков и нектар, выделяемый основаниями внутренних лепестков; посещаются они и жуками.

Ярко окрашенные сочные с ароматной мякотью плоды анноновых привлекают птиц и других животных, которые, питаясь ими, распространяют семена. Опадая на землю при созревании, плоды начинают гнить и поедаются дикими животными. Крупные, длиной до 0,5 м и массой до 10 кг, плоды *анонидиума Манна* (Anonidium mannii, тропическая Африка), висящие на стволе или на безлистных ветвях, часто падают на землю под действием ветра и тотчас атакуются животными: с жадностью уничтожая их мякоть, они проглатывают при этом многочисленные крупные семена. Обезьяны разыскивают сочные плоды *пахиподантиума Штауда* (Pachypodanthium staudtii), обитающего во влажных тропических лесах Африки. Обезьянами и другими млекопитающими распространяются семена бразильской *порцелии гоясской* (Porcelia goyazensis); ее крупные многочисленные плодики величиной с маленькие бананы очень вкусны. Местные жители называют это растение «бананом обезьян». Плодами *порцелии крупноплодной* (P. macrocarpa) питаются птицы. Опавшие плоды анноны (*аннона колючая* — Annona muricata, *аннона сетчатая* — A. reticulata, *аннона пузырчатая* — A. bullata, аннона сенегальская) и *оксандры ланцетовидной* (Oxandra lanceolata) поедают свиньи. Летучие мыши питаются плодами *стелехокарпуса* (Stelechocarpus burahol), *полиалтии длиннолистной* (Polyalthia longifolia), анноны сетчатой, *роллинии слизистой* (Rollinia mucosa). Семена бразильских видов *гуаттерии* (Guatteria) распространяются 8 видами птиц, которые склевывают плодики с дерева или поедают уже опавшие. Семена гуаттерии обнаружены в зобе и экскрементах птиц. Птицами распространяются также семена американских видов ксилопии (*ксилопия ароматная* — Xylopia aromatica, *ксилопия бразильская* — X. brasiliensis). Зрелые плодики ксилопии ароматной, широко распространенной в лесах и открытых саваннах тропической Америки, раскрываются на дереве, обнажая красную внутренность с погруженными в нее голубыми семенами, снабженными ариллусами, которые уже издалека замечают пролетающие птицы. У некоторых видов ксилопии в качестве ариллуса функционирует яркая сочная пульпа, обволакивающая семена. Сочными плодами различных видов анноны питаются плодоядные голуби, вороны, ямайский дятел, попугаи. Голуби распространяют также семена иланг-иланга. Плоды этого растения поедают белки, летучие мыши, обезьяны. Характерная для некоторых анноновых б а з и к а у л и к а р п и я — образование плодов в нижней части ствола и на длинных безлистных побегах — приспособление для распространения семян наземными животными и, в частности, рептилиями. Плоды *асимины карликовой* (Asimina pygmaea) поедают наземные черепахи. Плодами «мангровой анноны» (Annona glabra) питаются аллигаторы, игуаны и другие животные. Не случайно ее называют «яблоком аллигатора». Плоды, по форме и размеру похожие на яблоко, не съедобны. Они обладают наркотическими свойствами и даже ядовиты. Это же растение может распространяться морскими течениями. Семена снабжены слоем воздухоносной губчатой ткани под твердой кожурой и могут плавать неделями и даже месяцами до тех пор, пока не сгниют.

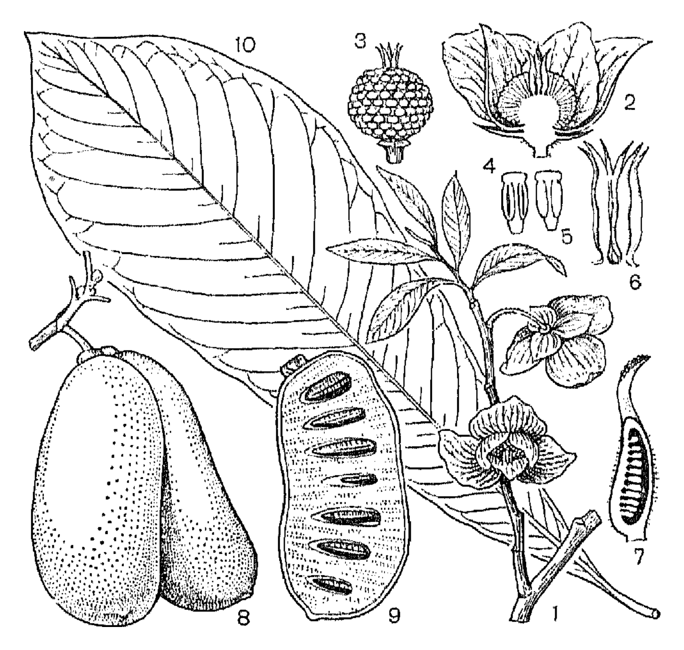


Рис. 64. Асимина трехлопастная (Asimina triloba):
1 — цветущий побег; *2* — продольный разрез цветка; *3* — андроцей и гинецей (чашелистики и лепестки удалены); *4* — тычинка (вид спереди); *5* — тычинка (вид сзади); *6* — гинецей; *7* — продольный разрез завязи с семязачатками; *8* — плод; *9* — продольный разрез плодика (видны семена).

Единственный пример автохории в семействе представляет род *анаксагорея* (Anaxagorea). Листовки *анаксагореи яванской* (A. javanica), раскрываясь и высыхая, выбрасывают щелчком одновременно два блестящих гладких плотносжатых семени на расстояние до 2—3 м.

Все анноновые подразделяются на два подсемейства. Подавляющее большинство родов имеет апокарпный спиральный гинецей и апокарпные плоды и принадлежит к подсемейству анноновых (Annonoideae). Роды монодора и изолона, у которых гинецей циклический и паракарпный, составляют подсемейство монодоровых (Monodoroideae). Первое подсемейство, согласно системе, предложенной немецким ботаником Р. Фризом (1959), включает три трибы. Самая примитивная из них триба увариевых (Uvarieae) объединяет около 40 родов с черепитчатыми лепестками и тычинками, имеющими толстый связник. Наиболее крупные роды этой трибы — гуаттерия, самый большой род в семействе, 250 видов которого распространены от Южной Мексики, Вест-Индии до Южной Бразилии, и уврария, насчитывающая 150 видов в тропиках Старого Света. К этой же трибе принадлежит единственный внетропический род анноновых — асимина. Крупные плодики асимины трехлопастной (рис. 64) со сладкой ароматной мякотью и запахом ананаса и земляники съедобны. Однако они ценятся невысоко из-за очень резкого ароматного привкуса. Местное название этого растения — papaw — указывает на отдаленное, чисто внешнее сходство его плодов с плодами папайи, или дынного дерева (Carica papaya). Это листопадное растение культивируется в нашей стране как декоративное на Черноморском побережье Кавказа и Крыма.

Наиболее обширная триба анноновых (Annoneae) включает все остальные роды (77) этого подсемейства, за исключением американского рода тетрамерантус (2 вида), который выделяется в трибу тетрамерантовых (Tetrameranthеae). У представителей трибы анноновых лепестки (по крайней мере наружные) створчатые. У одних видов плодики свободные, у других — сросшиеся в ягодообразный плод. Крупнейшие роды этой трибы — ксилопия, единственный пантропический род семейства, полиалтия (120 видов) и *поповия* (Popowia, 100 видов), встречающиеся в тропической Африке и на Мадагаскаре, в тропической Азии, на островах Океании и в Северной Австралии, артаботрис (100 видов), растение тропических и субтропических областей Старого Света, и, наконец, аннона.

Род ксилопия (первоначальное его название Xylopicrum, от греч. xylon — древесина и picros — горький, из-за горечи древесины этих растений) замечателен раскрывающимися плодиками, пыльниками с поперечными перегородками, вогнутым цветоложем. Семена некоторых африканских и американских видов рода используются как пряность. *Ксилопия эфиопская* (Xylopia aethiopica, рис. 61) — «гвинейский перец». Ароматные семена с пикантным вкусом перца и имбиря применяются африканцами как перец. Это растение культивируется в Западной Африке. Несколько столетий назад, когда черный перец еще не был известен европейцам, семена ксилопии под названием «эфиопский перец» широко использовались в Европе. Плоды этого растения находят применение в народной медицине.

Кананга душистая (Cananga odorata) известна под названием иланг-иланг (филиппинское слово, означает «порхание», «трепетание»). Крупные деревья, высотой до 33 м, в изобилии образуют зеленовато-желтые висячие цветки с длинными узкими необычайно душистыми лепестками, из которых извлекают эфирное масло иланг-иланг, применяемое в парфюмерии. Цветки этого растения местные жители используют как украшение, для праздничного убранства, делая из них гирлянды. Это растение распространено по всей тропической Азии, главным образом, в культуре. В диком состоянии оно встречается в Бирме, на Филиппинах, Калимантане и Яве. Культивируется в тропиках обоих полушарий, особенно на Филиппинах. Из-за ароматных цветков, а также как декоративные растения культивируются *артаботрис крючковатый* (Artabotrys uncinatus, рис. 61) и *десмос китайский* (Desmos chinensis); душистое масло из лепестков используется в парфюмерии. Оба растения находят применение в народной медицине. Плоды десмоса употребляются как пряность, вместо перца.

Наибольшее практическое значение имеет род аннона, насчитывающий около 125 видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических областях Америки. Некоторые виды широко культивируются с древних времен в тропических странах из-за сочных вкусных плодов, которые знатоки считают лучшими тропическими плодами. Из-за нежной, тающей во рту ароматной мякоти, сладкой или с приятной кислинкой, по цвету и консистенции удивительно напоминающей крем или сметану, их называют «кремовым» или «сметанным яблоком». Одно из самых ценных фруктовых деревьев тропиков — *аннона колючая*, или «сметанное яблоко» (Annona muricata, рис. 63). Родина ее — Вест-Индия. Масса приятных кисло-сладких ароматных плодов длиной до 15—30 см доходит до 4 кг и более. Они изменчивы по форме, обычно продолговато-яйцевидные, зеленые или желтые, с запахом скипидара, покрыты мягкими изогнутыми колючками. Белая волокнистая мякоть по вкусу и запаху напоминает ананас и манго. Плоды содержат 12% сахара, главным образом глюкозы. Они применяются как противоцинготное и жаропонижающее средство, зеленые плоды —

при лечении дизентерии. Семена токсичны. Это один из самых нежных и восприимчивых к холоду видов. Наиболее широко распространена в культуре и часто дичает *аннона чешуйчатая*, или «сахарное яблоко» (A. squamosa, рис. 63). Сладкая мякоть с пряным запахом корицы (эти плоды называют также «коричным яблоком») содержит 16—23% сахара и до 1,6% белков. Родина этого растения — Вест-Индия. «Шедевром природы» назвали плоды *черимойи* (A. cherimolia). Вкус и аромат их напоминает смесь клубники, ананаса и банана. Это растение растет в Андах на высоте 1400—2000 (2800) м над уровнем моря в пограничной области между Перу и Эквадором. Кечуа, индейцы Перу, называют его chirimuya, что означает «холодные семена». Это фактически субтропическое растение наиболее выносливо из всех культивируемых аннон и требует для своего произрастания сравнительно холодного климата. В тропических областях черимойя может расти лишь в горах на значительной высоте. Она успешно культивируется в ряде субтропических стран. Черимойя — древняя культура инков Перу. Семена ее были обнаружены в их древних захоронениях. Скрещиванием анноны чешуйчатой и черимойи, не выживающей в тропических условиях, получен гибрид атемойя, вобравший в себя лучшие качества обоих родителей. Широко культивируется как плодовое дерево также *аннона сетчатая*, или «бычье сердце» (Annona reticulata, рис. 63), названная так из-за сердцевидной формы плодов. Растение обладает лечебными свойствами. В культуре известно еще несколько видов анноны, в том числе *аннона разнолистная* (A. diversifolia).

Роды монодора и изолона, составляющие второе подсемейство, эндемичны для тропической Африки (изолона встречается также на Мадагаскаре). Каждый из них включает около 20 видов. *Монодора мускатная*, или «ямайский мускатный орех» (Monodora myristica, рис. 65),— дерево высотой до 35 м, с крупными листьями и большими душистыми одиночными цветками, свисающими на длинных цветоножках. Наружные лепестки желтые, с темно-красными пятнами или полосками; они намного превосходят по величине внутренние желтовато-белые лепестки, сближенные на верхушке. Незрелый плод похож на тыкву. Многочисленные семена (Muscades de Calabash), погруженные в сочную мякоть деревянистого плода, по вкусу и аромату напоминают мускатный орех и используются как пряность, а также применяются в народной медицине. Это растение было завезено африканскими рабами на остров Ямайка и впервые было описано с Ямайки.

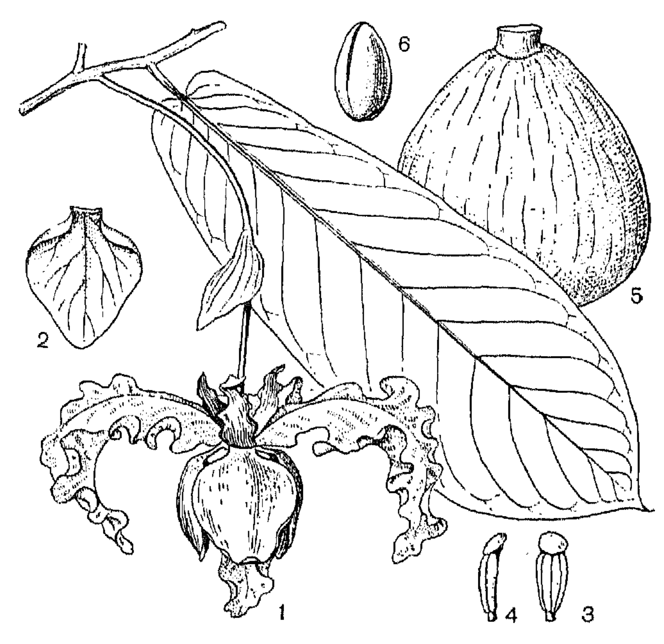


Рис. 65. Монодора мускатная (Monodora myristica):
1 — цветущий побег с одиночным висячим цветком; *2* — лепесток внутреннего круга (видна внутренняя поверхность); *3* — тычинка (вид спереди); *4* — тычинка (вид сбоку); *5* — плод; *6* — семя.

СЕМЕЙСТВО КАНЕЛЛОВЫЕ (CANELLACEAE)

Тесно связано с анноновыми небольшое тропическое семейство канелловых, включающее 5 родов и до 19 видов. Канелловые распространены в Восточной Африке от Кении и Уганды на юг до Трансвааля (*варбургия* — Warburgia), на Мадагаскаре (*циннамосма* — Cinnamosma) и в тропической Америке (*канелла* — Canella, *плеодендрон* — Pleodendron, *циннамодендрон* — Cinnamodendron), доходя на севере до Южной Флориды и встречаясь на Больших и Малых Антильских островах, в Венесуэле, Суринаме и Бразилии. Такой разорванный ареал указывает на большую древность семейства.

Канелловые — обычно невысокие вечнозеленые ароматические деревья или кустарники с очередными, цельными, кожистыми, прозрачно-точечными, перистонервными листьями, лишенными прилистников. Во всех частях растения имеются клетки с эфирными маслами. Древесина канелловых примитивна: членики сосудов большей частью очень длинные, с косой конечной стенкой и с лестничной перфорацией, у большинства родов с 10—20 перекладинами.

Мелкие ароматные обоеполые цветки собраны в пазушные или реже в верхушечные верхоцветные соцветия или расположены одиночно в пазухах листьев (Cinnamosma, Pleodendron). Околоцветник состоит из 3 толстых, сросшихся у основания, черепитчатых чашелистиков и

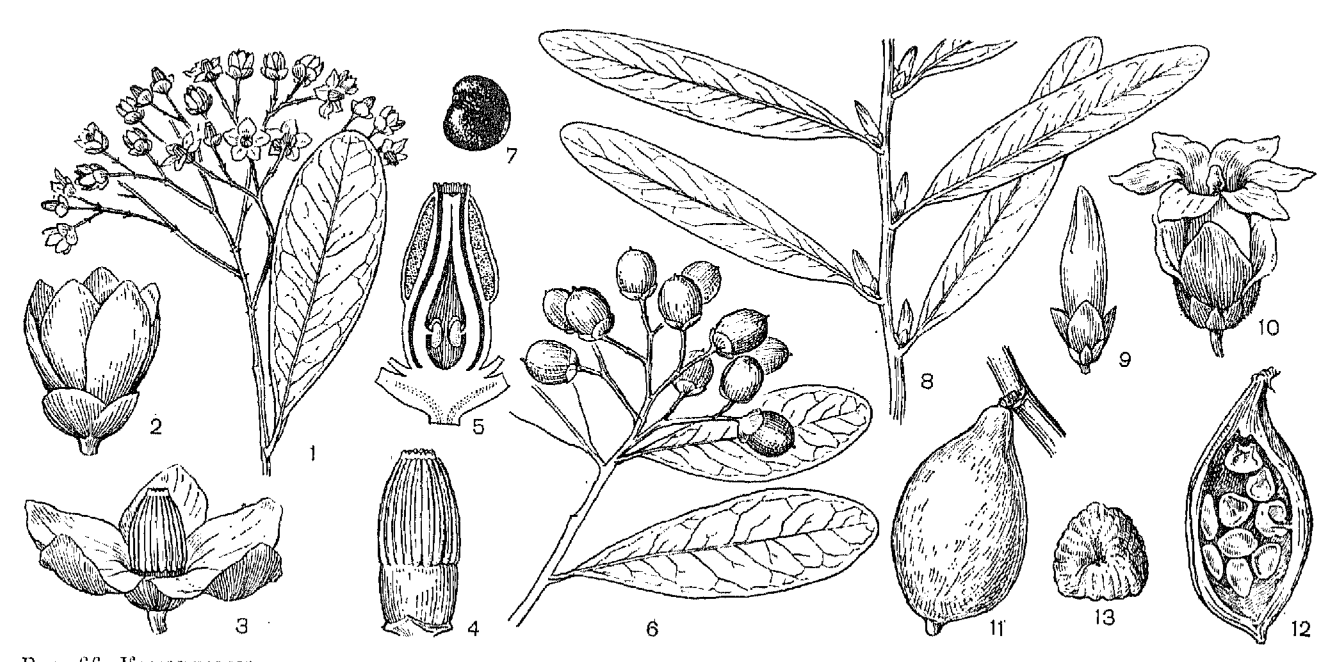


Рис. 66. Канелловые.

Канелла винтерана (Canella winterana): *1* — цветущий побег; *2* — цветок; *3* — цветок (видна тычиночная трубка); *4* — тычиночная трубка; *5* — продольный разрез цветка (чашелистики и лепестки удалены); *6* — побег с плодами; *7* — семя. Циннамосма душистая (Cinnamosma fragrans): *8* — цветущий побег с бутонами; *9* — бутон; *10* — цветок; *11* — плод; *12* — продольный разрез плода (видны семена); *13* — семя.

5—12 лепестков. Лепестки в одном или двух кругах либо спирально расположенные, красноватые, темно-красные, пурпурные, желтые или желтовато-зеленые, часто мясистые, черепитчатые, обычно свободные, реже сросшиеся в трубку (Cinnamosma, рис. 66). Тычинок 12, полностью сросшихся нитями в тычиночную трубку, окружающую гинецей, к наружной стороне которой прикреплены тесно прижатые друг к другу линейные экстрорзные пыльники, вскрывающиеся продольно. Стерильная ткань связников продолжена часто выше пыльников в надсвязник. Пыльцевые зерна однобороздные, от лодочковидных до более или менее шарообразных. Гинецей паракарпный из 2—6 плодолистиков, с 2—6 париетальными плацентами, каждая с 2 или многими семязачатками. Короткий толстый столбик с 2—6-лопастным рыльцем полностью включен в тычиночную трубку или едва выдается из нее. Цветки канелловых опыляют, очевидно, мелкие насекомые. Строение цветков если не исключает, то по крайней мере затрудняет самоопыление.

Плод — ягода, иногда окружённая остающимися чашелистиками. В ее мякоть погружены блестящие семена, в числе от нескольких до многих, с маленьким прямым или слегка изогнутым зародышем и обильным маслянистым эндоспермом, который у рода циннамосма руминирован. Плоды сочные, пурпурные, пурпурно-черные или зеленые с восковым налетом, ароматные. Их охотно поедают птицы (например, голуби и древесные куры), а также летучие мыши, обезьяны и дикие свиньи, распространяющие семена этих растений.

Виды канелловых встречаются часто в подлеске влажных и сухих низинных и горных лесов, поднимаясь до 1500 м над уровнем моря на Мадагаскаре (*циннамосма мадагаскарская* — Cinnamosma madagascariensis) и до 2200 м над уровнем моря в Восточной Африке (*варбургия угандская* — Warburgia ugandensis). Канелловые обычны по берегам рек, во влажных долинах, в глубине ущелий, среди скал. Некоторые виды растут на морских побережьях, в сухих прибрежных лесах и зарослях кустарников, в открытых редколесьях и саваннах, в заболоченном лесу, по краю болота. Виды варбургии поселяются иногда на термитных холмах в древесной саванне или в полузаболоченном вечнозеленом лесу.

Одним из первых американских деревьев, которые привлекли внимание европейцев, была «дикая», или «белая», корица, она же *канелла винтерана* (Canella winterana, рис. 66) — единственный вид рода канелла. Это растение характерно для Больших и Малых Антильских островов, растет также в Южной Флориде (включая острова Флорида-Кис), на Багамских островах и в Венесуэле (Маракайбо). Беловатая внутренняя кора канеллы очень ароматна, с приятным запахом корицы. Она используется как пряность и также (как и листья) в медицине, как стимулирующее и тони-

зирующее средство; кроме того, применяется для ароматизации табака и в производстве ликера. Название Canella, уменьшительное от латинского слова canna, или cana,— трубка, было использовано вначале для коры коричного дерева Старого Света (Cinnamomum), которая при высыхании, сворачиваясь, принимает форму трубки, а впоследствии перенесено на вест-индское растение. Настоящая шри-ланкская корица (Cinnamomum zeylanicum) была известна в Европе как Canella bark до введения американской канеллы. Светлая кора, блестящая темно-зеленая листва, пурпурно-черные ягоды делают канеллу необыкновенно привлекательным растением. В Южной Флориде его выращивают для декоративных целей. Тяжелую и очень прочную древесину канеллы применяют в строительстве.

Кроме канеллы, ароматную кору других видов этого семейства используют как пряность (*циннамодендрон толстокорый* — Cinnamodendron corticosum, Ямайка), а также в медицине. Душистая древесина *варбургии Штульмана* (Warburgia stuhlmannii)— растения саванн и редколесий Восточной Африки — находит такое же применение, как знаменитое сандаловое дерево. Смолистую древесину варбургии угандской используют в Уганде. Древесину циннамосмы мадагаскарской применяют в строительстве, а ароматную древесину *циннамосмы душистой* (C. fragrans, рис. 66) экспортируют в Азию, где ее используют в религиозных церемониях.

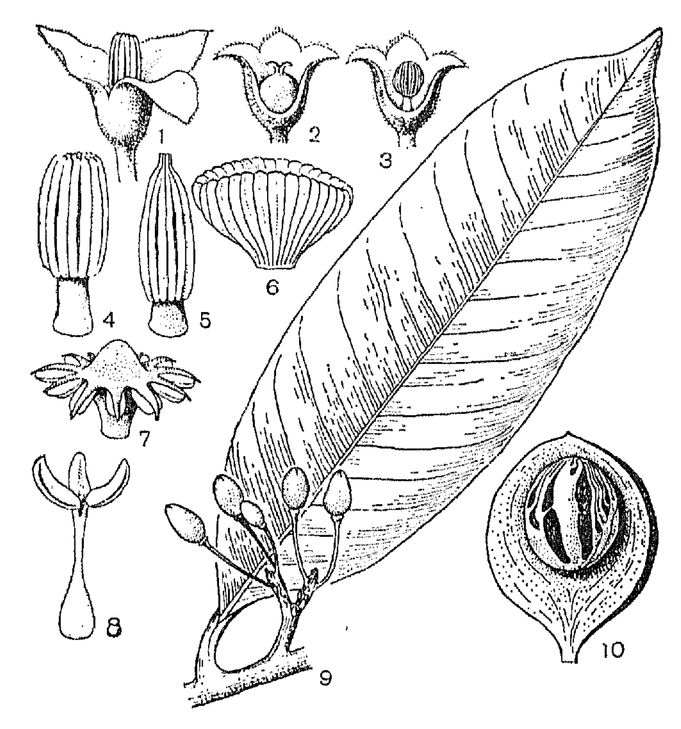


Рис. 67. Цветки и плоды мускатниковых.

Вирола суринамская (Virola surinamensis): *1* — мужской цветок. Хорсфилдия крупнокронная (Horsfieldia macrocoma): *2* — женский цветок; *3* — мужской цветок. Андроцей: *4* — вирола суринамская (Virola surinamensis); *5* — вирола салоносная (V. sebifera); *6* — хорсфилдия двустворчатая (Horsfieldia bivalvis); *7* — кнема Кантлейя (Knema cantleyi); *8* — отоба колумбийская (Otoba novogranatensis). Мускатник Шеффера (Myristica schefferi): *9* — ветвь с мужскими цветками. Мускатник душистый (M. fragrans): *10* — раскрытый плод.

СЕМЕЙСТВО МУСКАТНИКОВЫЕ (MYRISTICACEAE)

Мускатниковые — чисто тропическое семейство, насчитывающее 16 родов и, вероятно, около 400 видов, распространенных в Азии, Австралии, Африке и Америке. Самым известным представителем семейства является мускатник душистый, или мускатное дерево, поставляющее мускатный орех — пряность мирового значения.

Мускатниковые — вечнозеленые деревья с очередными, цельными, кожистыми, перистонервными, часто прозрачно-точечными листьями, лишенными прилистников. Древесина, листья и мелкие невзрачные цветки отличаются приятным ароматом. Членики сосудов с лестничной или простой перфорацией. Желтовато-белые, как правило, двудомные, редко однодомные, циклические цветки собраны в верхоцветные или бокоцветные соцветия, расположенные в пазухах листьев. Венчик отсутствует, а колокольчатая или бокальчатая чашечка состоит из 3, редко 2—5 сросшихся чашелистиков (рис. 67). Внутри мужских цветков находится колонка, образованная из сросшихся по всей длине тычинок, число которых варьирует от 2 до 45. Исключением является мадагаскарский род *маулутчия* (Mauloutchia), чьи короткие, почти сидячие тычинки срастаются только при основании. Двухгнездные, раскрывающиеся наружу пыльники также обычно срастаются в трубку по всей длине. Свободные пыльники мы встречаем только у некоторых представителей американских родов *компсоневра* (Compsoneura) и *отоба* (Otoba, или Dialyanthera). Форма тычиночной колонки в цветках мускатниковых удивительно разнообразна и меняется от колонок с вертикально прикрепленными пыльниками до сплющенных в виде круглого стола с горизонтальными пыльниками (рис. 67). Своеобразную картину представляет тычиночная колонка *хорсфилдии двустворчатой* (Horsfieldia bivalvis), напоминающая по форме закрытую ракушку. Пыльцевые зерна однобороздные, с тенденцией к редукции борозды. Гинецей состоит из одного плодолистика, обычно с сидячим или почти сидячим простым или двулопастным рыльцем. Реже встречаются цветки с многолопастным рыльцем. Иногда на муж-

ских деревьях появляются женские цветки и завязываются плоды. У однодомных *ириантер* (Iryanthera) мужские и женские цветки как исключение встречаются в одном и том же соцветии. Семязачаток один, суббазальный. Плоды кожисто-мясистые или деревянистые, почти всегда при созревании продольно растрескиваются на 2 створки. Довольно крупные семена с маленьким зародышем, обильным и, как правило, руминированным эндоспермом заключены в сильно рассеченный, крайне редко цельный, окрашенный ариллус. Рудиментарный ариллус встречается только у представителей рода малутчия. Интересно отметить, что окраска семени изменяется в зависимости от того, проглядывает ли оно сквозь щели ариллуса или же полностью закрыто им. В первом случае семя, как правило, темной контрастной окраски, подчеркивающей ярко-алый цвет ариллуса; во втором (индо-малезийский род Gymnacranthera) — незаметного коричневатого цвета. Главная функция ариллуса — привлечение птиц, способствующих распространению семян. Благодаря яркой окраске ариллуса, околоплодника и семени созревшие плоды резко выделяются на фоне темно-зеленых листьев и еще издали привлекают внимание птиц. Мясистый сочный ариллус — любимая пища диких голубей. Не брезгуют ими казуары и изящные райские птицы, так же как и птицы-носороги, питающиеся главным образом крысами и ящерицами. В урожайные годы опавшие плоды мускатников служат пищей для мелких наземных животных — земляных белок и лесных крыс. Немалую роль в распространении семян мускатниковых играют, вероятно, и проливные тропические дожди, разносящие семена вместе с потоками воды по всему тропическому лесу. Возможно, какая-то часть плодов переносится и морскими течениями. Как известно из литературы, плоды мускатниковых не раз вылавливали у берегов Молуккских островов. Установлено, что, в то время как раскрытые плоды сравнительно быстро тонут, нераскрытые могут находиться в воде довольно длительное время. Кроме функции привлечения птиц, ариллус у мускатниковых служит приспособлением для раскрывания плода и отделения семени от треснувшего околоплодника.

Самый многочисленный в семействе род *мускатник* (Myristica), насчитывающий около 120 видов, распространен от Южной Индии и острова Шри-Ланка до Малайского архипелага и Полинезии. Родиной мускатника душистого, поставляющего любимую многими пряность, являются Молуккские острова. Это единственное место в мире, где он еще сохранился в диком виде. *Мускатник душистый* (M. fragrans) представляет собой красивое, вечнозеленое дерево, достигающее высоты 10—15 м. Маленькие невзрачные цветки его обладают приятным, своеобразным ароматом, привлекающим насекомых. По прошествии 8—10 месяцев после опыления на женских экземплярах развиваются желто-оранжевые плоды величиной с куриное яйцо. При созревании оболочка плода лопается и он раскрывается продольной щелью на две створки, мякоть которых напоминает по цвету абрикос (рис. 67). Между ними спрятанное под ярко-алым ариллусом проглядывает темноокрашенное блестящее семя. Это семя и есть всем известная пряность — мускатный орех, а ариллус известен в торговле под названием мускатного цвета или, как его раньше называли, мациса. Семя покрыто довольно плотной кожурой. Именно необычайная плотность семенной кожуры и была причиной неудачи голландцев, пытавшихся монополизировать торговлю мускатным орехом. Захватив в 1605 г. острова, поставляющие эту пряность, они пытались ограничить посадки мускатника душистого только островами Банда и Амбоина. Для этого были приняты самые решительные и крутые меры: тайный вывоз саженцев или плодов карался смертной казнью, а поступающие в продажу семена для потери всхожести выдерживались в течение 1—3 месяцев в известковом растворе. Однако, несмотря на эти ухищрения, саженцы мускатника душистого периодически появлялись на соседних островах. Виновниками этого оказались дикие голуби, питающиеся плодами этих деревьев. Благодаря плотной кожуре семена не только не переваривались в желудке птиц, но и не теряли при этом всхожести.

Вся история мускатного ореха, как, впрочем, и других пряностей, полна удивительных и драматических событий. Впервые попав из Индии в Европу еще в середине VI в., пряности постепенно проникают во все уголки и уже в XII в., во времена первых крестовых походов, окончательно завоевывают мировой рынок. Средневековые вкусы не отличались изысканностью, и раз понравившиеся приправы начинают употреблять в огромных количествах. Их уже не только добавляют в кушанья и напитки для придания им вкуса и аромата, но и едят отдельно в качестве закуски, вызывающей жажду. Из них готовят лечебные снадобья. Вследствие опасного и долгого пути из Индии в Европу пряности были очень дороги и ценились на вес золота. Они становятся символом богатства и используются в качестве ходячей монеты. Несмотря на опасности, торговля ими была очень выгодна, и европейцы стремились захватить ее в свои руки и без посредства арабских купцов добраться до сказочных островов легендарной родины пряностей. В погоне за пряностями были сделаны величайшие геогра-

фические открытия. В 1498 г. португальцы под руководством Васко да Гамы открывают новый морской путь в Индию вокруг Африканского континента, а в начале XVI в. испанцы, возглавляемые Магелланом, огибают Южную Америку и совершают первое в мире кругосветное путешествие. Цены и спрос на мускатный орех начинают падать только в конце XVIII в., когда французам удается покончить с монополией голландцев и развести эти деревья на других островах Индийского океана.

Благодаря легкости выращивания, простоте обработки плодов и практически полному их использованию возделывание мускатника весьма выгодно. Цветущие и плодоносящие круглый год деревья дают ежегодно около 2000 плодов, из которых получают 9,6 кг пряностей (8 кг мускатных орехов и 1,6 кг мускатного цвета). Собранные плоды освобождают от кисловатой на вкус мясистой кожуры, используемой местными жителями для варки варенья, компотов, желе и маринадов. Семя, очищенное от ариллуса и хорошо высушенное в течение 1—2 месяцев, осторожно отделяют от твердой оболочки. Ариллус так же высушивают и для превращения его в однородную массу сплющивают, топча ногами. Поступающий в продажу ариллус имеет золотистый цвет, сильный запах и жгучий вкус. Семя для предохранения от плесени и насекомых, а также для уничтожения способности к прорастанию выдерживают 1—3 суток в известковом растворе. После высушивания и сортировки крупные без изъяна семена идут в продажу и используются как пряности, а из нестандартных, забракованных семян прессованием получают плотный ароматный бальзам оранжевого цвета. Семена мускатника душистого высоко ценятся как источник жиров. Используются они и в парфюмерном и табачном производстве. Кроме мускатника душистого, культивируются и некоторые другие виды этого рода, обладающие ароматными семенами и ариллусом. В годы повышенного спроса на эту пряность для продажи собирают плоды диких видов. Ограниченное употребление имеют и другие представители этого семейства. С давних времен известны наркотические свойства семян мускатниковых. До сих пор среди аборигенов Южной Америки сохранился обычай приготовлять особый сорт табака, вызывающего галлюцинации, из коры *виролы красиволистной* (Virola calophylla). В Юго-Восточной Азии на особо важных церемониях устраивают иллюминации, во время которых сжигают ароматное масло *кнемы сизой* (Knema glauca).

ПОРЯДОК БАДЬЯНОВЫЕ, ИЛИ ИЛЛИЦИЕВЫЕ (ILLICIALES)

СЕМЕЙСТВО БАДЬЯНОВЫЕ, ИЛИ ИЛЛИЦИЕВЫЕ (ILLICIACEAE)

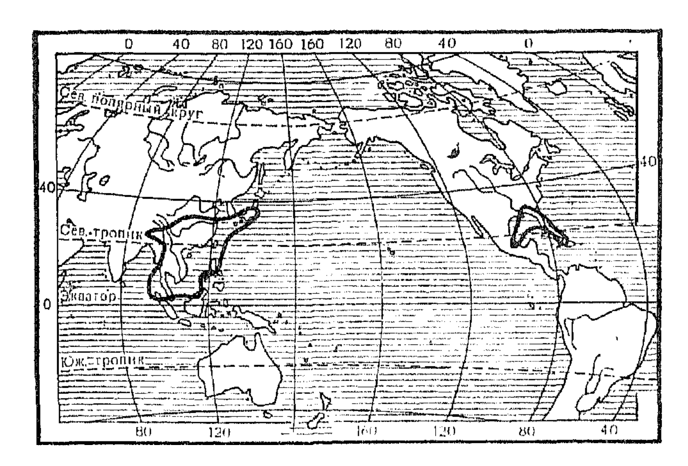
Бадьян, или *иллициум* (Illicium),— единственный род в семействе. В нем более 40 видов, имеющих интересное распространение (карта 4): с одной стороны — Старый Свет (Северо-Восточная Индия, Бирма, Восточная и Юго-Восточная Азия), а с другой — Новый Свет (юго-восток Северной Америки от Флориды до Луизианы, Восточная Мексика, Вест-Индия). Подобного рода ареал напоминает ареал родов магнолия, тюльпанное дерево и некоторых других. Наибольшее число видов бадьяна сосредоточено в континентальном Китае.

Вечнозеленые, часто ароматические кустарники или невысокие деревья с кожистыми, цельнокрайними, перистонервными листьями, лишенными прилистников. В листьях (как и в коре) имеются секреторные клетки. Членики сосудов очень длинные, тонкие, с косыми конечными стенками и лестничной перфорацией с 30—150 перекладинами. Лучи очень примитивного типа. Ситовидные элементы также очень примитивны.

Цветки обоеполые, спироциклические, одиночные или иногда по 2—3, пазушные или надпазушные, изредка с 1—2 прицветничками. Околоцветник спиральный. Члены околоцветника большей частью многочисленные (до 38, реже их немного — всего 7), свободные, черепитчато расположенные в несколько рядов; самые наружные нередко маленькие, постепенно увеличивающиеся к более крупным внутренним, но самые внутренние часто редуцированы. Тычинки обычно многочисленные (иногда их число достигает 50) или их немного (4), нити их толстые и короткие, пыльники вскрываются продольно. Пыльцевые зерна трехбороздные, сетчатые; борозды длинные и тонкие, обычно сливающиеся у обоих полюсов. Гинецей из 5—21 (чаще из 7—15) циклически расположенных свободных плодолистиков, вытянутых в заостренный столбик с низбегающим рыльцем; в каждом плодолистике по одному семязачатку.

По имеющимся данным главную роль в опылении видов бадьяна играют жуки, но этот вопрос пока еще очень мало изучен.

Плод бадьяна — кожистая или деревянистая многолистовка, состоящая из односемянных листовок, вскрывающихся по брюшному шву. Семена блестящие, с очень маленьким зародышем.



Карта 4. Ареал рода бадьян.

Когда упоминают «бадьян» без дополнительного уточнения, то имеют в виду *бадьян настоящий*, или *звездчатый* (Illicium verum), имеющий еще несколько довольно широко распространенных названий: анис звездчатый, бадьян китайский, анис звездчатый китайский и др.

Бадьян — это обычно невысокое дерево или кустарник с кожистыми продолговато-эллиптическими или обратнолапцетовидными листьями. Многолистовка чаще всего из 8 листовок, запах плодов и семян анисовый. Растет в Южном Китае на высоте 600—1600 м над уровнем моря, в лесах, тенистых рощах и зарослях кустарников. Плоды именно этого вида употребляются в медицине, в кулинарии (как пряность) и в ликерно-водочном производстве; содержат, подобно анису, анетол.

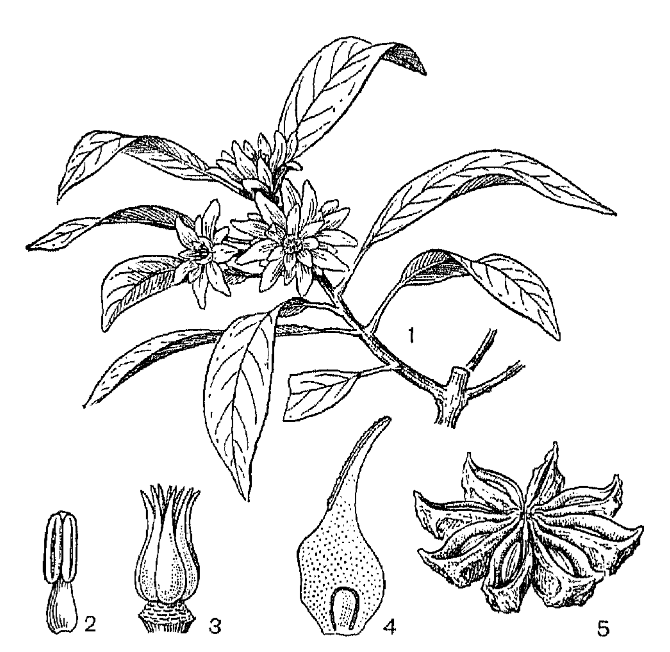


Рис. 68. Бадьян анисовый, или сикими (Illicium anisatum):

1 — ветвь с цветками; *2* — тычинка; *3* — гинецей (остальные части цветка удалены); *4* — плодолистик в продольном разрезе; *5* — плод-многолистовка.

В Японии и Южной Корее растет *бадьян анисовый* (I. anisatum), известный также под названием анис священный (рис. 68). Небольшое дерево или кустарник с листьями, при растирании издающими запах аниса. В Японии и за ее пределами часто культивируется как священное растение при храмах, а также на буддийских кладбищах. Кора и семена иногда употребляются для благовоний. Плоды содержат ядовитый алкалоид скиммианин, но применяются в народной медицине. Этот вид бадьяна интродуцирован на Черноморском побережье Кавказа.

На юго-востоке США от Флориды до Луизианы встречается низкое деревцо или кустарник — *бадьян флоридский* (I. floridanum), который интересен тем, что растет на низменностях, в сырых местах; изредка культивируется на Черноморском побережье Кавказа наряду с другим американским видом — *бадьяном мелкоцветковым* (I. parviflorum).

СЕМЕЙСТВО ЛИМОННИКОВЫЕ (SCHISANDRACEAE)

В небольшом семействе лимонниковых около 45 видов, обитающих почти целиком в Восточной и Юго-Восточной Азии (карта 5). Они объединяются в 2 рода — *лимонник* (Schisandra) и *кадсура* (Kadsura). Знакомство с семейством начнем с рода лимонник, представляющего особенно большой интерес. Этот род был установлен в 1803 г. ученым Андре Мишо — французом по происхождению, изучавшим растения Северной Америки. К этому роду он отнес всего 1 американский вид. В дальнейшем оказалось, что род лимонник объединяет около 25 видов, но все они, кроме описанного Мишо, восточноазиатские, причем бóльшая часть их растет в Китае.

Широкую известность приобрел *лимонник китайский* (Schisandra chinensis, табл. 10) — единственный вид семейства, который встречается и на территории СССР (Приморский и Хабаровский края, Южный Сахалин, острова Шикотан, Кунашир и другие из южной группы Курильских островов).

Впервые научное описание лимонника китайского было дано замечательным русским ботаником Н. С. Турчаниновым в 1837 г. Лимонник китайский — это деревянистая лиана, достигающая иногда в длину более 15 м (но обычно 4—8 м) при диаметре стебля 1—1,5 (2,5) см; на северном пределе распространения растение принимает кустовидную или стелющуюся форму. Русское название «лимонник»

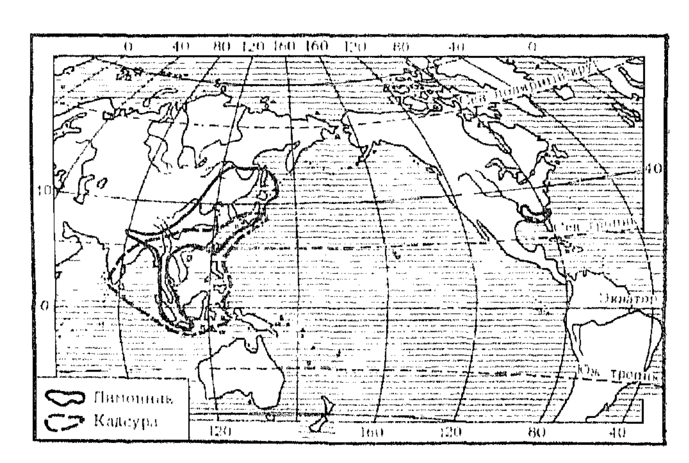
связано с лимонным запахом, который издают при растирании листья, а также другие части растения. Винтообразно обвивая тонкие деревья и кустарники, лимонник по мере роста растений-хозяев врезается в их стволы и иногда даже удушает их. Цветки обычно однополые, белые или розово-белые, ароматные, с восковидными членами околоцветника; мужские несут 3—7 тычинок, сросшихся в нижней части, в области тычиночных нитей; женские цветки имеют 30—40 (иногда меньше) свободных плодолистиков; изредка у лимонника встречаются и обоеполые цветки (табл. 10). Растение бывает как однодомным, так и двудомным.

Лимонник цветет во второй половине мая — начале июня; перекрестное опыление осуществляется насекомыми, в частности пчелами, которых привлекает запах цветков и сахаристая жидкость, выделяемая рыльцами. После цветения цветоложе очень сильно вытягивается; к моменту созревания плода, представляющего собой сочную многолистовку, он приобретает вид гроздевидной кисти, состоящей из немногих или многих (до 40) ягодообразных 1—2-семянных плодиков; последние во вполне зрелом состоянии (в сентябре — октябре) ярко-красные (табл. 10). Семена имеют лимонный запах и специфический вкус.

Лимонник китайский растет обычно в кедрово-широколиственных и других хвойно-лиственных смешанных лесах, особенно по опушкам и прогалинам, в узких долинах горных речек и ручьев, на старых вырубках и гарях; нередко образует заросли. Наилучшие климатические и почвенные условия для лимонника имеются, по-видимому, на высоте 200—500 м над уровнем моря, где он довольно широко распространен в подлеске вместе с жимолостью Маака, аралией маньчжурской, виноградом амурским, актинидиями и некоторыми другими растениями. Особенно хорошо лимонник развивается в прирусловых частях ключей и речек, а на севере и западе ареала — в пойменных лесах с участием тополя амурского, чосении и других видов семейства ивовых. Не встречается лимонник в сильно затененных лесах (например, в еловопихтовых), на открытых южных склонах и на заболоченных или переувлажненных местах.

В естественных условиях лимонник размножается семенами, которые вместе с плодами разносятся птицами и другими животными, но чаще вегетативным путем — при помощи корневых отпрысков.

Европейцы долгое время ничего не знали о значении лимонника как активного тонизирующего средства, хотя в народной медицине Кореи, Японии и в особенности Китая это растение употребляется с незапамятных времен. Во всех этих странах название плодов лимонника в буквальном переводе означает «плод, имеющий пять вкусов» (кожица и мякоть плодиков кислые и сладкие, семена горькие и вяжущие, а плодик в целом, если его разжевать, имеет солоноватый вкус).



Карта 5. Ареалы родов лимонник и кадсура.

Знаменитый исследователь Дальнего Востока В. Л. Комаров, еще будучи молодым путешественником, слышал в 1895 г. от местных охотников-нанайцев о том, что горсть ягод лимонника давала им силы целый день гнать соболя по следу. Действие китайского лимонника на человеческий организм было тщательно изучено, и теперь препараты из него введены в научную медицину. Настойку, порошок и таблетки лимонника китайского особенно рекомендуют как стимулирующее средство для предупреждения усталости при большой физической нагрузке. Плоды лимонника могут быть использованы не только в медицине, но и в пищевой промышленности. В последнее время все более широкое применение лимонник китайский и другие виды этого рода находят и как декоративные растения.

В отличие от лимонника китайского некоторые другие виды этого рода способны произрастать довольно высоко в горах. Так, *лимонник Генри* (S. henryi) в китайской провинции Юньнань встречается на высоте 1000—2500 м над уровнем моря; там он растет в сообществе с тропическими видами (например, с фикусами) или субтропическими (в частности, вместе с представителями родов пазания и манглиетия). В подлеске сосновых лесов горных субтропических районов Юго-Восточной Азии виды лимонника способны успешно развиваться на высоте до 3000 м над уровнем моря.

Второй род семейства лимонниковых — кадсура — включает около 20 видов, распространенных от острова Шри-Ланка и Индии до Китая и Японии и в Юго-Восточной Азии. Это вечнозеленые кустарниковые лианы. Членов око-

лоцветника 7—24. Тычинок много (13—80), раздельных или сливающихся в колонку. Гинецей из многочисленных (20—300) плодолистиков, скученных в мясистую головчатую массу; плодики обычно 2—5-семянные.

Наиболее известна *кадсура японская* (Kadsura japonica, табл. 10), растущая в Японии, Южной Корее, на островах Рюкю и на острове Тайвань. С древности культивировалась в Японии как лекарственное растение, а в последнее время его стали разводить и в других странах. Растение особенно эффектно осенью, когда сквозь темную зелень листвы видны багряно-красные плоды. В Японии из кадсуры добывают слизистую жидкость, употребляемую в бумажном производстве и парикмахерском деле. Другой вид этого рода — *кадсура багряная* (K. coccinea), растущий в Китае и во Вьетнаме, употребляется в народной медицине этих стран главным образом как тонизирующее средство.

Рассказанное выше и некоторые другие сведения позволяют дать следующую краткую характеристику семейства лимонниковых в целом. Представители его — вечнозеленые или листопадные деревянистые вьющиеся или лазящие кустарниковые лианы. Встречаются они почти исключительно в Южной, Восточной и Юго-Восточной Азии (карта 5); лишь один вид обитает на юго-востоке Северной Америки. Листья простые, цельные, зубчатые или цельнокрайние, перистонервные, без прилистников. В листьях, коре и сердцевине имеются слизевые клетки. Перфорация члеников сосудов обычно лестничная, с 1—15 перекладинами (лимонник) или простая либо лестничная, с 1—7 перекладинами (кадсура). Цветки, как правило, пазушные, одиночные или реже по 2, мелкие, однополые, спиральные, иногда спироциклические. Околоцветник из 5—24 членов, спиральный, в 2 или нескольких рядах. Андроцей обычно спиральный; тычинок от 4 до 80 с более или менее сильно сросшимися нитями; пыльники обычно с расширенным связником, свободные или полупогруженные в мясистую массу из слившихся нитей. Пыльцевые зерна очень своеобразного строения: трехбороздные с бороздами, сливающимися только на одном полюсе, или шестибороздные с тремя бороздами, сливающимися только на одном полюсе и чередующимися с тремя дополнительными короткими бороздами, не соединяющимися ни на одном полюсе. Поверхность пыльцевых зерен сетчатая. Гинецей из значительного числа или многих (от 12 до 300) свободных, спирально расположенных плодолистиков. Плодолистики кондупликатные, вначале не полностью замкнутые, с 2 низбегающими рыльцевыми гребнями. В каждом плодолистике 2—5 (редко до 11) семязачатков. Плоды из более или менее многочисленных ягодообразных плодиков, у рода лимонник расположенных на сильно удлиненной оси, а у рода кадсура скученных в мясистую головчатую массу; в каждом плодике 1—5 (редко более) семян. Семена с маленьким зародышем.

ПОРЯДОК ЛАВРОВЫЕ (LAURALES)

СЕМЕЙСТВО АВСТРОБЭЙЛИЕВЫЕ (AUSTROBAILEYACEAE)

В семействе только 1 род *австробэйлия* (Austrobaileya), состоящий из 2 видов, эндемичных для Северо-Восточного Квинсленда (Австралия). Это крупные вечнозеленые лазящие кустарники с супротивными или почти супротивными цельными кожистыми перистонервными листьями, снабженными мелкими опадающими прилистниками (рис. 69). В строении проводящей системы сочетаются примитивные признаки с признаками довольно высокой специализации: камбий очень примитивного типа, членики сосудов с косыми конечными стенками и перфорация всегда лестничная, ситовидные элементы длинные и с очень косыми конечными стенками, без специализированных ситовидных пластинок, но древесинная паренхима паратрахеальная. Цветки австробэйлии одиночные, расположенные в пазухах листьев, обоеполые, спиральные, с прицветничками (что указывает на существование в прошлом боковых цветков) и с неприятным запахом. Свободные члены околоцветника (их около 12), тычинки и плодолистики расположены в сжатой спирали. Члены околоцветника светло-зеленые, черепитчатые, очень слабо дифференцированы на чашелистики и лепестки, связанные между собой постепенными переходами. Тычинок и стаминодиев 12—25, причем 6—9 наружных фертильные, а внутренние, постепенно уменьшающиеся и стерильные, густо покрыты пурпурными точками; имеются переходы от тычинок к стаминодиям. Фертильные тычинки светло-зеленые, широкие, не дифференцированные на нить и связник, с микроспорангиями, расположенными на вогнутой, внутренней их поверхности.

Пыльцевые зерна однобороздные, более или менее шаровидные, бородавчатые, крупные. Гинецей состоит из 6—14, чаще всего из 8 свободных плодолистиков с явственно дифференцированным длинным 2-лопастным столбиком с низбегающим рыльцем и 8—14 анатропными семязачатками, расположенными двурядно вдоль брюшного шва.

Процесс опыления у австробэйлии не был исследован, но, судя по строению цветка и, в частности, наличию внутренних стаминодиев, опылителями являются скорее всего жуки.

Плодики австробэйлии сочные, ягодообразные. Семена крупные, с многослойной кожурой, наружный слой которой представляет собой саркотесту. Зародыш очень маленький, а эндосперм обильный и руминированный.

Австробэйлия сохранила ряд признаков древних представителей порядка лавровых. Она представляет собой эволюционно слепую ветвь.

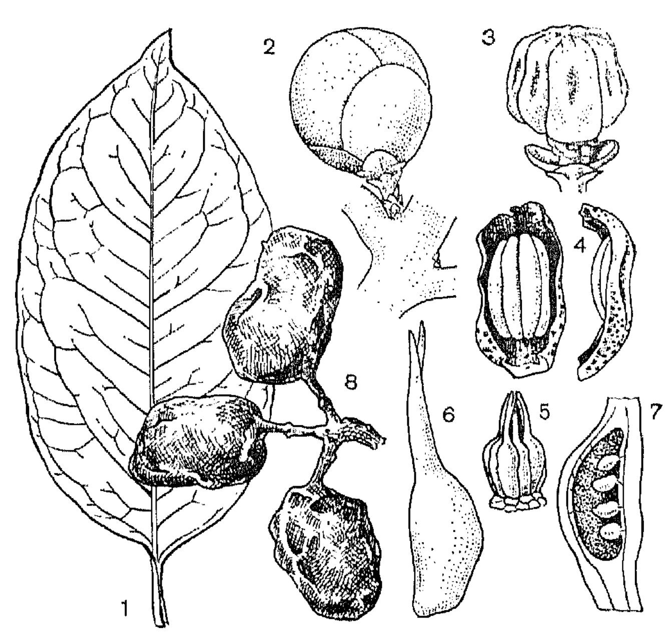


Рис. 69. Австробэйлия пятнистая (Austrobaileya maculata):

1 — лист; *2* — бутон; *3* — андроцей; *4* — тычинки; *5* — гинецей; *6* — плодолистик; *7* — плодолистик в продольном разрезе; *8* — плоды.

СЕМЕЙСТВО АМБОРЕЛЛОВЫЕ (AMBORELLACEAE)

Единственный представитель семейства — монотипный род *амборелла* (Amborella) — эндемичен для Новой Каледонии, во флоре которой, как известно, имеется много очень своеобразных и архаических форм. Это вечнозеленый кустарник, высотой до 8 м, с очередными цельными или лопастными перистонервными листьями (рис. 70). Наиболее замечательной особенностью амбореллы является отсутствие сосудов. Водопроводящими элементами амбореллы служат очень длинные трахеиды, окаймленные поры которых обычно более или менее округлые, но встречаются также переходы к лестничным порам. Лучи очень примитивного гетероцеллюлярного типа. Цветки в пазушных верхоцветных соцветиях, однополые, спироциклические. Околоцветник спиральный, из 5—8 слегка сросшихся у основания членов, переходящих внизу в спирально расположенные прицветнички. Тычинки в мужских цветках многочисленные, широкие, верхушки пластинок немного продолжены над пыльниками (особенно у внешних тычинок). Как и у австробэйлии, пыльники вскрываются продольной щелью. Пыльцевые зерна безапертурные или со слабо выраженной дистальной апертурой, более или менее шаровидные, шероховатые, средних размеров или мелкие; скульптура пыльцевых зерен амбореллы несколько сходна с таковой некоторых тримениевых (Piptocalyx) и монимиевых (Xymalos).

Опыление производится, вероятнее всего, жуками.

Гинецей амбореллы из 5—6 свободных плодолистиков, расположенных на слегка вогнутой верхушке цветоложа. Плодолистики с сидячим рыльцем, снабженным 2 широкими выростами. В каждом плодолистике по 1 анатропному семязачатку. Плодики — костянки. Семя с маленьким зародышем и обильным эндоспермом.

Семейство амбореллов приближается, с одной стороны, к австробэйлиевым, а с другой — тесно связано с тримениевыми и монимиевыми.

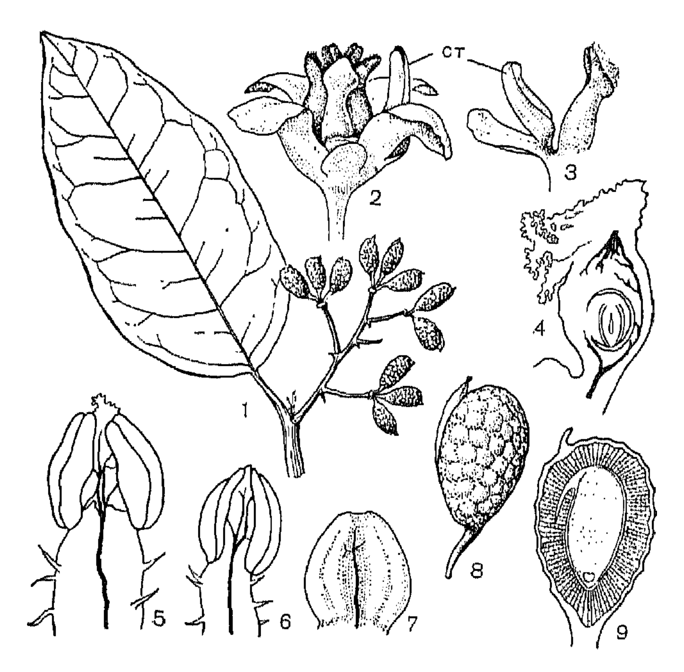


Рис. 70. Амборелла волосистоножковая (Amborella trichopoda):

1 — часть побега с плодами; *2* — женский цветок со стаминодием (*ст*); *3* — часть женского цветка (справа плодолистик, слева стаминодий); *4* — продольный разрез плодолистика (виден анатропный семязачаток); *5* и *6* — тычинки с адаксиальной (внутренней) стороны (*5* — наружная тычинка с надсвязником, *6* — внутренняя тычинка); *7* — стаминодий; *8* — плод; *9* — продольный разрез плода (в нижней части эндосперма виден маленький зародыш).

СЕМЕЙСТВО ТРИМЕНИЕВЫЕ (TRIMENIACEAE)

В это семейство входят 2 рода — *тримения* (Trimenia) и *пиптокаликс* (Piptocalyx). Род тримения включает 3 вида, распространенных на острове Сулавеси, на Молуккских островах, в Новой Гвинее, Новой Каледонии, на островах Фиджи, Самоа и Маркизских островах, а в роде пиптокаликс — 2 вида, ограниченных в своем распространении Новой Гвинеей и Восточной Австралией (Новый Южный Уэльс).

Небольшие деревья или кустарники (тримения) или лазящие кустарники (пиптокаликс) с супротивными цельными перистонервными листьями, лишенными прилистников. В отличие от предыдущего семейства амбореллловых у тримениевых секреторные масляные и слизевые клетки хорошо развиты и наряду с трахеидами имеются сосуды. Членики сосудов длинные, с лестничной перфорацией и более чем с 20 перекладинами, а поровость боковых стенок лестничная. Лучи гетероцеллюлярные. Молодые части растения часто густо опушены рыжеватыми волосками или голые.

Цветки трim тримениевых в пазушных или верхушечных соцветиях, обоеполые, однополые или полигамные, мелкие, безлепестные, с перекрестнопарными прозрачно-точечными опушенными прицветничками. Цветоложе удлиненное, цилиндрическое, с плоской или слегка вогнутой верхушкой. Чашелистики перед цветением опадают. У пиптокаликса 6 чешуевидных чашелистиков, расположенных перекрестнопарно, черепитчатых; у тримении 10—38, иногда 8 перепончатых чашелистиков, которые также черепитчатые, но только внешние 2—6 (—8) перекрестнопарные, остальные же расположены спирально. Тычинок 9—23, расположенных на верхушке цветоложа в (1—) 2—3 ряда; нити линейные; пыльники длинные, латрорзные или энтрорзные, с коротким языковидным надсвязником. Пыльцевые зерна безапертурные, но с 2 (пиптокаликс) или 8—12 (тримения) неутолщенными поровидными участками; поверхность зерен гладкая или шероховатая. Гинецей из 1, редко 2 плодолистиков, с сидячим рыльцем; в каждом плодолистике по 1 висячему анатропному семязачатку.

Тримениевые — растения насекомоопыляемые, причем опылителями являются скорее всего жуки.

Плод ягодообразный, обычно косой, красный или черный. Семена с твердой, толстой кожурой и обильным эндоспермом.

Насколько известно, тримениевые не имеют экономического значения, но они представляют значительный интерес для понимания путей эволюции большого и важного порядка лавровых.

СЕМЕЙСТВО ХЛОРАНТОВЫЕ (CHLORANTHACEAE)

Это небольшое семейство, стоящее довольно близко к тримениевым, насчитывает 5 родов и, вероятно, около 70 видов, распространенных в тропических и субтропических областях Азии, в Меланезии, Полинезии, Новой Зеландии, тропической Америке и на Мадагаскаре. Род *хлорантус* (Chloranthus, рис. 71, табл. 11), состоящий из 15 или более видов, распространен в Южной, Восточной и Юго-Восточной Азии и доходит до Новой Гвинеи, а 2 его вида достигают на севере Приморья, островов Хоккайдо и Сахалина и южных Курильских островов. К хлорантусу очень близок род *саркандра* (Sarcandra), состоящий всего из 3 видов, распространенных в Южной, Восточной и Юго-Восточной Азии (на севере до Корейского полуострова). Третий род — *гедиосмум* (Hedyosmum) — самый большой в семействе. Он включает более 40 видов, имеющих чрезвычайно интересное географическое распространение: около 40 видов обитают в тропической Америке от Перу на юге до Мексики и Вест-Индии на севере, а 1 вид встречается в Южном Китае и Юго-Восточной Азии на юг до островов Суматра и Калимантан. Следующий род — *аскарина* (Ascarina) — насчитывает 8 видов, распространенных в Малезии, Новой Гвинее, на островах Фиджи, в Новой Каледонии и Новой Зеландии. Наконец, описанный в 1954 г. пятый род семейства — *аскариноnсис* (Ascarinopsis) — монотипный и эндемичен для Мадагаскара.

Морфологические особенности хлорантовых не менее интересны, чем их географическое распространение. Наряду с небольшими деревьями и кустарниками имеются также полукустарники (саркандры и виды хлорантуса) и многолетние или однолетние травы (большинство видов хлорантуса). Хлорантовые — мезофильные растения, произрастающие под пологом влажных широколиственных лесов. Для них характерны супротивные (иногда мутовчатые) цельные перистонервные листья, снабженные прилистниками. В листьях, коре и сердцевине хлорантовых имеются сферические секреторные клетки. Но наиболее интересна проводящая система хлорантовых: род саркандра бессосудистый (второй бессосудистый род в порядке лавровых), у остальных родов членики сосудов очень примитивные — конечная стенка очень косая, перфорация лестничная с многочисленными перекладинами, доходящими у видов гедиосмума до 200. Лучи также очень примитивного типа.

С примитивностью анатомического строения вегетативных органов совершенно не гармонирует строение очень редуцированных, мелких и

невзрачных цветков. Цветки в пазушных или верхушечных колосьях, метелках или головках, обоеполые (хлорантус и саркандра) или чаще однополые (у аскарины двудомные). Как показал индийский ботаник Б. Г. Л. Свами (1953), основной план строения хлорантовых 3-членный, что, как мы знаем, характерно для однодольных и некоторых наиболее примитивных групп двудольных. Околоцветник отсутствует, но в женских цветках гедиосмума имеется рудиментарная чешуевидная чашечка, приросшая к завязи. Андроцей очень редуцирован и специализирован: у хлорантуса 3 тычинки, которые обычно срастаются между собой в 3-раздельную или 3-лопастную пластинку, несущую 4 пары микроспорангиев — 2 пары (т. е. полный пыльник) на средней «лопасти» и по 1 паре (т. е. по половинке пыльника) на боковых лопастях (хлорантус). Исключением являются некоторые виды хлорантуса (Chloranthus oldhamii и C. henryi), у которых «лопасти» еще не срослись и представляют собой отдельные структуры, удивительно сходные с тычинками австробэйлии, особенно средняя из них, несущая 2 пары микроспорангиев. У всех остальных родов мужской цветок состоит из единственной тычинки, что является самой крайней степенью редукции. В обоеполых цветках тычинки частично прирастают к плодолистику.

У аскарины, аскаринопсиса и видов гедиосмума пыльцевые зерна однобороздные, в то время как у остальных представителей хлорантовых они 4- или многопоровые, многобороздные или безапертурные. Таким образом, в рамках одного вполне естественного семейства мы встречаем столь морфологически разные по апертурам пыльцевые зерна, как одно- и многобороздные. Поверхность пыльцевых зерен от более или менее гладкой до сотчатой.

Как морфология пыльцевых зерен, так и определенный запах, издаваемый цветущими хлорантовыми, и посещение их цветков различными мелкими насекомыми указывают на насекомоопыление. Однако не исключено, что у некоторых представителей семейства, в частности у гедиосмума, опыление происходит посредством ветра.

Гинецей хлорантовых состоит из одного плодолистика с сидячим или почти сидячим верхушечным рыльцем. В каждом плодолистике по одному висячему ортотропному семязачатку. Плод — костянка. Семена с очень маленьким зародышем и сильно развитым маслянистым эндоспермом.

Отдельные представители хлорантовых имеют декоративное значение. Некоторые виды хлорантуса употребляют для ароматизации зеленого чая, а *хлорантус колосковый* (Chloranthus spicatus) даже выращивают в Китае, странах Индокитая и Японии для этой цели. Эфирные масла, добываемые из ряда видов, используют в медицине.

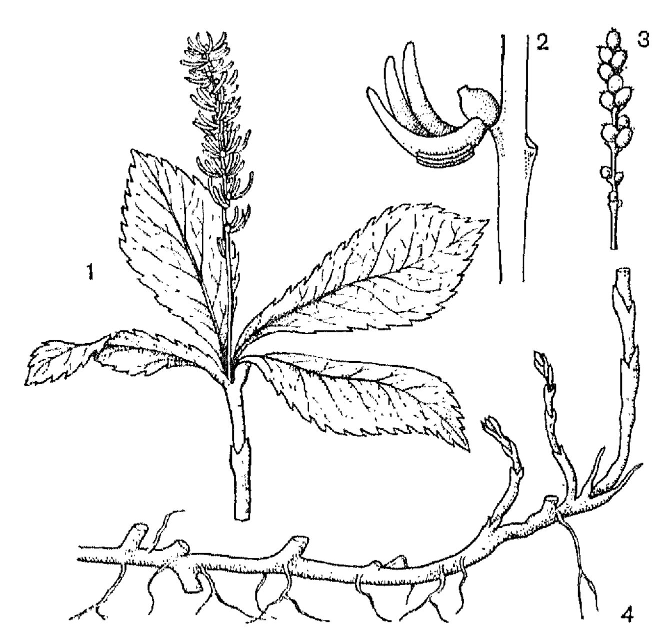


Рис. 71. Хлорантус японский (Chloranthus japonicus): *1* — цветущий побег; *2* — цветок; *3* — плоды; *4* — корневище.

СЕМЕЙСТВО ЛАКТОРИСОВЫЕ (LACTORIDACEAE)

Единственный представитель этого семейства — *лакторис фернандесовский* (Lactoris fernandeziana) — является эндемичным растением острова Робинзон-Крузо (Мас-а-Тьерра), входящего в группу островов Хуан-Фернандес. Здесь известный шведский ботаник Карл Скоттсберг, так же как и другие ученые, находил лишь редкие экземпляры лакториса в облачных лесах маленького острова. В 1965 г. американскому ботанику О. Т. Солбригу удалось найти только 3 цветущих экземпляра. Есть все основания думать, что это реликтовое растение находится на грани исчезновения, а может быть даже совсем исчезло. Если это случится, то ботаники будут оплакивать гибель столь замечательного рода, стоящего довольно изолированно в порядке лавровых.

Лакторис произрастает во влажных горных лесах. Это небольшой, сильно разветвленный кустарник, высотой до 1 м, с вздутыми узлами и очередными, мелкими, тонкими, цельными, перистонервными листьями, снабженными относительно большими перепончатыми раструбоподобными прилистниками (рис. 72). Листья с многочисленными мелкими просвечивающими железистыми точками. Клетки нижней эпидер-

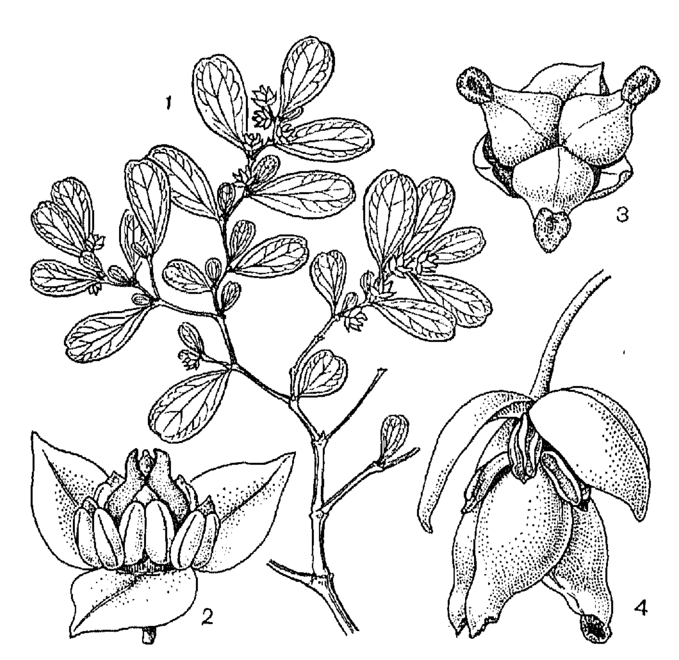


Рис. 72. Лакторис фернандесовский (Lactoris fernandeziana):

1 — часть ветви с плодами; 2 — обоеполый цветок; 3 — женский цветок; 4 — обоеполый отцветший цветок с молодым плодом.

мы листа выступают в виде коротких округлых сосочков. Членики сосудов специализированного типа: короткие и с простой перфорацией. Волокнистые элементы также очень подвинутые — короткие и с простыми порами.

Цветки лакториса в (1—) 2—4-цветковых редуцированных пазушных соцветиях, мелкие, висящие на коротких нитевидных цветоножках, снабженных прицветничками, полигамно-однодомные, циклические, безлепестные. Чашелистиков 3, свободных, пленчатых и однонервных, черепитчатых. Тычинок 6, в 2 кругах, очень коротких и широких, однонервных, с несколько выдающимся над пыльником тупым надсвязником; половинки пыльника несколько отстоящие друг от друга, экстрорзные. Внутренний круг тычинок иногда стерильный, превращенный в стаминодии.

Своеобразны пыльцевые зерна лакториса. Они с короткой дистальной бороздой и в тетрадах, чем напоминают пыльцевые зерна винтеровых. Но, в отличие от пыльцы винтеровых, поверхность пыльцевых зерен лакториса с широкими складками, образованными в результате того, что эктэкзина прилегает к эндэкзине только в местах соприкосновения соседних пыльцевых зерен, в остальных местах она отходит, образуя волнистую поверхность.

Гинецей лакториса, так же как его околоцветник и андроцей, 3-членный: состоит из 3 плодолистиков. Плодолистики, сросшиеся в нижней трети брюшными частями, постепенно суживаются наверху в неясно дифференцированные столбики с коротко низбегающим толстым рыльцем. Семязачатков в каждом плодолистике 6, реже 8, расположенных в 2 вертикальных рядах. Семязачатки на длинных семяножках, анатропные, с микропиле, направленным вверх.

В цветках лакториса нет нектара. Но растение это типично энтомофильное. По мнению К. Скоттсберга (1953), оно опыляется маленькими жуками или мухами.

Плод — многолистовка. Листовки 4—6-семянные, раскрываются вдоль брюшного шва. Семена продолговатые, с пленчатой сетчатой кожурой. Зародыш маленький, недифференцированный, расположенный близ верхушки обильного маслянистого эндосперма.

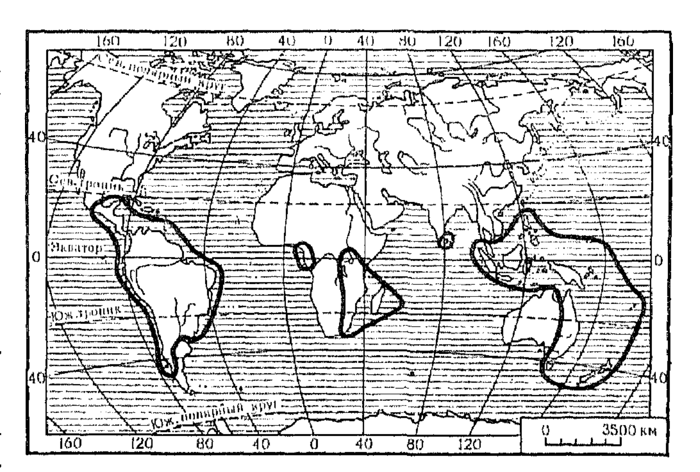
Лакторис стоит ближе всего к семейству хлорантовых, с которым его объединяет, в частности, наличие прилистников. Оба семейства чрезвычайно гетеробатмичны — сочетают признаки высокой специализации с признаками достаточно примитивными.

СЕМЕЙСТВО МОНИМИЕВЫЕ (MONIMIACEAE)

Одно из наиболее интересных семейств тропических растений монимиевые обязано своим названием роду *монимия* (Monimia), который был описан в начале прошлого столетия с Маскаренских островов. Род назван в честь прекрасной Монимы, покорившей своей красотой царя Митридата и послужившей прообразом героини трагедии «Митридат» известного французского драматурга XVII в. Жана Расина.

Семейство объединяет около 35 родов и, вероятно, не менее 450 видов, распространенных в тропиках и субтропиках главным образом южного полушария. Монимиевые произрастают в тропической Америке, доходя на север до Мексики, а на юге встречаясь в Чили и Патагонии (45° 30′ южной широты), кроме того, в Индокитае, на островах Малайского архипелага и Океании, в Новой Каледонии, в Восточной Австралии и Новой Зеландии, на островах Индийского океана (Шри-Ланка, Мадагаскар, Коморские и Маскаренские острова), а также в материковой части Африки (карта 6). Большинство родов приурочено к Старому Свету и особенно к Южной и Юго-Восточной Азии и островам Океании. Многие роды эндемичны для отдельных островов и включают всего один или несколько видов. Наибольшее число видов монимиевых принадлежит родам *сипаруна* (Siparuna) и *моллинедия* (Mollinedia), которые произрастают в тропической Америке.

Это семейство объединяет исключительно древесные растения — от кустарничков высотой не более 30 см (*кибара олеандролистная* — Kibara neriifolia на Новой Гвинее) и низких приземистых кустарников горных лесов, высота которых не превышает 1 м (новогвинейская *стегантера альпийская* — Steganthera alpina), до крупных деревьев высотой около 50 м и диаметром ствола до 2,5 м, слагающих полог леса (*атеросперма мускусная* — Atherosperma moschatum в Австралии и Тасмании). У некоторых видов имеются досковидные корни (*лаурелия новозеландская* — Laurelia novae-zelandiae). Среди монимиевых встречаются также древесные лианы (например, виды *пальмерии* — Palmeria), а один из бразильских видов *сипаруны* (Siparuna sarmentosa) — ползучий кустарник.



Карта 6. Ареал семейства монимиевых.

Большинство представителей семейства — вечнозеленые кустарники или невысокие деревья с ароматной корой и обычно с супротивными простыми, цельными, ароматными, кожистыми листьями, часто с зубчатым или пильчатым краем. Некоторые виды сипаруны и моллинедии — листопадные растения. Многие моллинедии имеют почки с крупными почечными чешуями. Членики сосудов монимиевых от длинных до очень длинных, часто с очень косыми перфорационными пластинками; перфорация обычно лестничная, с 10 и более перекладинами, реже простая.

Монимиевые — типичные обитатели влажных вечнозеленых низинных и горных тропических и субтропических лесов. Они поднимаются в горы до 3000 м над уровнем моря, предпочитая влажные затененные местообитания, берега рек. Лишь очень немногие виды приспособились к жизни в засушливых условиях — в сухих лесах, саваннах, на открытых солнечных склонах, на прибрежных песках. Монимиевые обычно растут в подлеске, реже в нижнем древесном ярусе, а также в зарослях кустарников на влажных местах. Однако некоторые виды участвуют в сложении верхнего древесного яруса.

Цветки у большинства монимиевых однополые (за исключением 4 родов), нередко мелкие и невзрачные. Иногда они одиночные, обычно же собраны в верхоцветные соцветия, часто в кистях или метелках, в пучках. У многих монимиевых, произрастающих в тропическом лесу на Мадагаскаре, наблюдается каулифлория. У видов *тамбуриссы* (Tambourissa) соцветия возникают на стволе или на стволе и крупных ветвях. У *тамбуриссы Перье* (T. perrieri) и *декаридендрона* (Decarydendron) они особенно обильны в основании ствола, который у последнего клубневидно вздут. Замечательной особенностью цветка многих монимиевых является наличие более или менее вогнутого чашевидного или кувшинчатого цветоложа (гипантия), несущего на внутренней поверхности тычинки или *плодолистики*. После цветения оно часто разрастается и становится мясистым, напоминая гипантий розовых или сиконий фикусов. Форма цветоложа очень изменчива у различных представителей семейства. У одних видов цветоложе плоское, расширенное, как диск, и на нем помещаются тычинки или плодолистики. У других — это чашевидное, колокольчатое или даже мешковидное образование, внутри которого заключены тычинки или плодолистики. Нередко на верхушке остается узкое отверстие или пора, через которую осуществляется сообщение «с полостью» цветка. Лишь у немногих видов цветоложе развито слабо. Тычинки и плодолистики в цветках обычно многочисленны, реже их по нескольку или всего по одному. Мужские цветки с сидячими тычинками или снабженными короткими нитями, у некоторых родов в основании с двумя желёзками. Двугнездные тычинки вскрываются продольной или поперечной щелью или клапанами, откидывающимися от основания к верхушке. Оболочка пыльцевых зерен безапертурная, реже одно- или двухбороздная. Плод состоит из многочисленных нераскрывающихся орешковидных или костянковидных плодиков, расположенных на цветоложе или внутри разрастающегося гипантия. Реже плодиков несколько или всего один (*ксималос* — Xymalos, рис. 73). В каждом плодике имеется одно семя с обильным маслянистым эндоспермом и с маленьким или средней величины зародышем.

Длительный путь эволюции, пройденный монимиевыми, привел к поразительному разнообразию их морфологических признаков, которое выделяет эту группу среди многих семейств цветковых растений. По строению цветка, древесины, узла, пыльцевых зерен это полиморф-

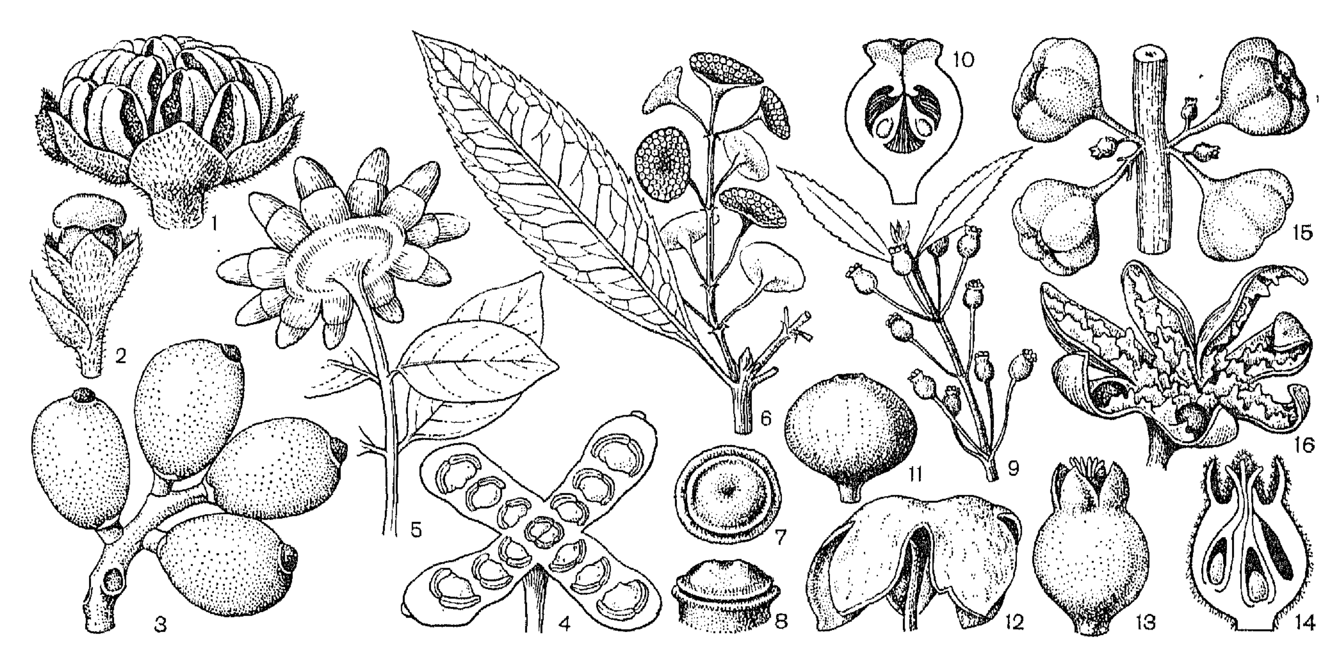


Рис. 73. Монимиевые.

Ксималос односпоровый (Xymalos monospora): *1* — мужской цветок; *2* — женский цветок; *3* — плод. Эфиппиандра миртовидная (Ephippiandra myrtoidea): *4* — мужской цветок (чашевидный гипантий во время цветения разрывается на 4 лопасти); *5* — побег с плодом (плодики окружены в основании «купулой»). Эннекартия пупконосная (Hennecartia omphalandra): *6* — побег с мужским соцветием; *7* — тычинка (вид сверху); *8* — тычинка (вид сбоку); *9* — побег с женским соцветием; *10* — продольный разрез женского цветка; *11* — молодой плод; *12* — открытый плод (цветоложе отвернуто). Сипаруна кужабская (Siparuna cujabana): *13* — женский цветок; *14* — продольный разрез женского цветка; *15* — фрагмент побега с плодами; *16* — раскрытый плод.

ное семейство ботаники обычно делят на 4 подсемейства — гортониевых (Hortonioideae), монимиевых (Monimioideae), атероспермовых (Atherospermatoideae) и сипаруновых (Siparunoideae), представляющих собой крупные эволюционные линии. Иногда этим подсемействам придают ранг самостоятельных семейств. У видов гортониевых и монимиевых пыльники вскрываются щелью, а семязачаток висячий, с микропиле, направленным вверх, тогда как у представителей атероспермовых и сипаруновых пыльники открываются клапанами, а семязачаток прикрепляется к базальной части полости плодолистика, с микропиле, ориентированным вниз. Наиболее примитивное строение древесины имеют гортониевые, наиболее специализированная древесина у видов сипаруновых. У монимиевых сердцевинные лучи широкие, в отличие от атероспермовых, у которых они сравнительно узкие.

Род *гортония* (Hortonia), составляющий отдельное подсемейство,— самый примитивный представитель семейства монимиевых. Он содержит всего 2 вида, эндемичных для острова Шри-Ланка; они растут в горных лесах на высоте 700—2300 м над уровнем моря. Подсемейство монимиевых насчитывает 24—25 родов, которые распространены по всему ареалу семейства, за исключением острова Шри-Ланка, и принадлежат 3 трибам. Род *гедикария* (Hedycarya), самый примитивный представитель этого подсемейства, относится к трибе гедикариевых (Hedycaryeae). Виды гедикарий (их 25) распространены в Восточной Австралии и Новой Зеландии, на Соломоновых островах, в Новой Каледонии, на островах Фиджи и Самоа, причем наибольшее число видов сосредоточено в Новой Каледонии. Цветки гедикарий, как и других родов этой трибы, имеют плоское дисковидное цветоложе.

Род ксималос с 1—2 видами, распространенными в тропической и Южной Африке, имеет всего один плодолистик с толстым сидячим рыльцем и выпуклой завязью, из которого развивается сочный оранжевый или красноватый плодик (рис. 73).

Род моллинедия, насчитывающий 90—95 видов, относится к трибе моллинедиевых (Mollinedieae), включающей 11 родов. Виды моллинедий — типичные обитатели влажных лесов тропической Америки. Редко они встречаются в сухих лесах и зарослях колючих кустарников или на прибрежных песках. К моменту созревания рылец околоцветник женских цветков, сросшийся в основании, кольцеобразно отделяется вместе с верхней частью цветоложа от остальной части цветка и отваливается как колпачок (калиптра). При опадении калиптры

гинецей, ранее скрытый в полости цветоложа, освобождается, что делает его доступным опылителям. Развивающиеся плодики расположены открыто на цветоложе. Опадение калиптры наблюдается также у других растений этой трибы.

Заслуживает упоминания монотипный мадагаскарский род *эфиппиандра* (Ephippiandra) — низкий кустарник, высотой 3—4 м, с мелкими супротивными цельнокрайними листьями, похожий на мирт (рис. 73). Чашевидный гипантий мужского цветка у эфиппиандры во время цветения разрывается на 4 примерно одинаковые лопасти, на внутренней стороне которых симметрично расположено обычно по 3 тычинки, сидячие, со слившимися на верхушке пыльниками, вскрывающиеся поперечной щелью. Мелкие, величиной с горошину, овальные, черные, сочные плодики, развивающиеся после опадения калиптры, сидят на красном блюдцевидном мясистом цветоложе. Каждый плодик, как желудь в плюске, окружен в основании усеченной «чашечкой» (купулой) и очень похож на плод лавровых.

Некоторые виды *кибары* (Kibara), *стегантеры* (Steganthera) и *антобембикса* (Anthobembix), произрастающие в лесах Новой Гвинеи,— «муравьиные» (мирмекофильные) растения, в полых стеблях которых охотно селятся муравьи. В стеблях антобембикса и кибары, кроме муравьев, были обнаружены также ложнощитовки, мелкие паразитные насекомые (из подотряда кокцид), самки и личинки которых сосут соки растений.

Одно из интересных растений этого семейства — род *тамбурисса* (Tambourissa) — принадлежит трибе монимиевых (Monimieae), охватывающей 8 родов. У всех представителей плодики заключены в гипантий. Цветки тамбуриссы, особенно женские, и «ложные плоды» удивительно напоминают сиконии фикусов. Многочисленные плодолистики почти полностью погружены в мякоть гипантия, который после цветения сильно разрастается. У некоторых видов «плод» достигает в диаметре 15 см. «Яблоком Жако» (серый попугай тропических лесов экваториальной Африки) или «обезьяньим яблоком» называют его на Мадагаскаре местные жители. При созревании плодиков гипантий разрывается сверху вниз на 4—6 лопастей, которые отгибаются звездообразно назад, и тогда на ярко окрашенной в оранжевый или красный цвет мякоти хорошо видны погруженные в нее в большом количестве плодики — черные, блестящие, твердые, с красным (или оранжевым) мясистым выростом, напоминающим сочные придатки (ариллоиды) семян. Плодики хорошо выделяются на фоне яркой мякоти, привлекая распространяющих их животных. Сочную часть околоплодника поедают птицы. При созревании тычинок гипантий мужских цветков разрывается также на 4—6 лопастей, которые, отгибаясь назад, открывают многочисленные тычинки, расположенные беспорядочно на внутренней поверхности гипантия. Виды тамбуриссы, вечнозеленые деревья высотой до 30 м, кустарники или древесные лианы, распространены главным образом на Мадагаскаре (21 вид из 27), а также на Коморских и Маскаренских островах. На Мадагаскаре в горных лесах среднего пояса они входят в состав верхнего древесного яруса. *Тамбурисса изящная* (T. gracilis) растет в кустарниковых зарослях из видов вересковых и сложноцветных. Тамбуриссу называют «барабанным» деревом («Bois de Tambour», от франц. tambour — барабан). На Маскаренских островах аборигены используют полые стволы тамбуриссы для изготовления там-тамов, барабанов, а также ульев.

Монотипный род *эннекартия* (Hennecartia) в Парагвае и Бразилии — невысокий двудомный или однодомный кустарник или деревце с крупными мужскими кистевидными соцветиями и одиночными пазушными женскими цветками (рис. 73). Многочисленные тычинки (40—60) тесно скучены на дисковидном цветоложе; они сидячие, со щитовидными пыльниками и грибовидным связником. Пыльник вскрывается щелью, отделяющей его верхнюю часть, как крышечку, от нижней блюдцевидной части. На верхушке гипантия в женском цветке имеется 5 коротких, мясистых, имитирующих рыльца выростов цветоложа. Они снабжены мелкими сосочками и функционируют как рыльца. Эти выросты настолько сближены, что оставляют свободным лишь узкий вход внутрь цветка. У входа в канал внутри гипантия находятся короткие столбики с рыльцами всего лишь двух плодолистиков. Пыльцевые зерна, попавшие на выросты цветоложа, прорастают в пыльцевые трубки, проникающие через канал внутрь цветка на рыльца.

Род *пеумус* (Peumus) занимает изолированное положение в семействе и иногда выделяется в отдельное подсемейство (Peumoideae). Единственный вид этого рода *болдо* (Peumus boldus), красивое ароматичное дерево или высокий кустарник с кожистыми блестящими шероховатыми листьями и душистыми белыми цветками (рис. 74), растет в Чили на открытых солнечных склонах гор и сухих солнечных холмах, распространяясь на юг до 41° южной широты. Цветет болдо в период дождей. Это известное лекарственное растение Чили. Мелкие желтоватые плодики, сидящие по 2—5 (1) на слабо разрастающемся цветоложе, сладкие и ароматные, имеют съедобные семена. Болдо — один

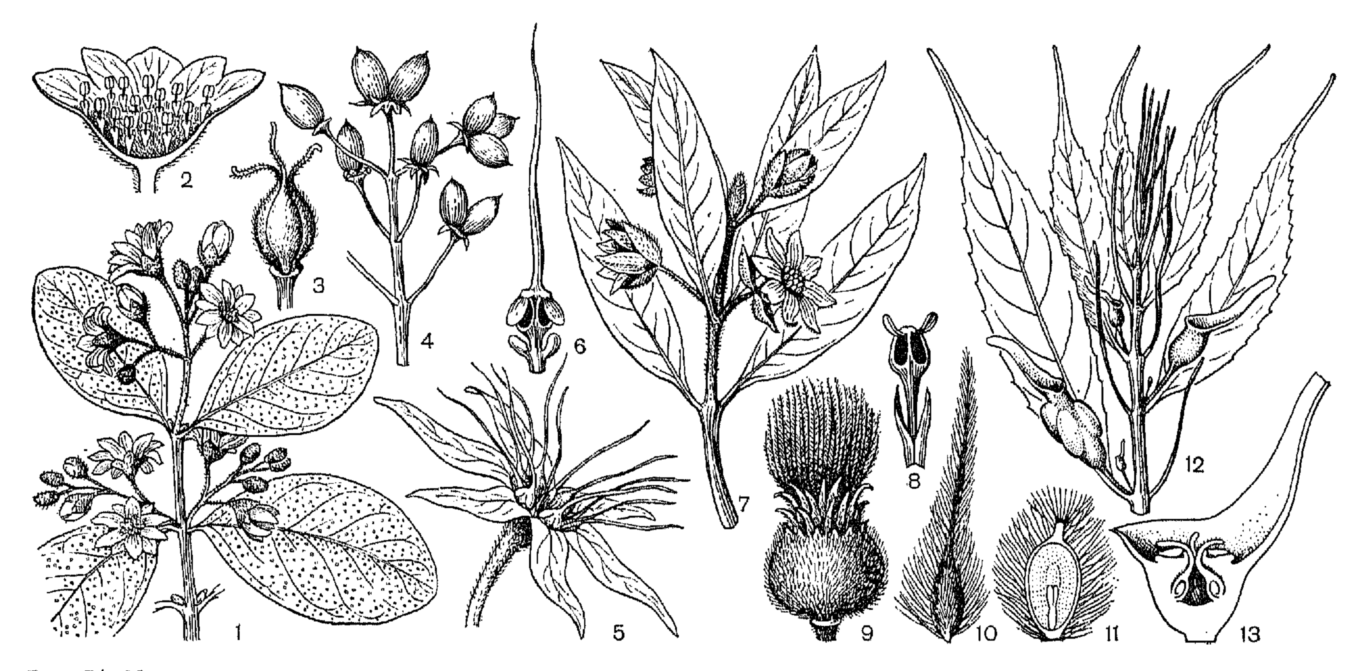


Рис. 74. Монимиевые.

Болдо (Peumus boldus): *1* — цветущий побег; *2* — продольный разрез мужского цветка; *3* — женский цветок (околоцветник удален); *4* — плоды. **Дорифора сассафрас** (Doryphora sassafras): *5* — цветок; *6* — тычинка. **Атеросперма мускусная** (Atherosperma moschatum): *7* — цветущий побег с мужскими цветками; *8* — тычинка с базальными железками; *9* — плод; *10* — плодик; *11* — продольный разрез плодика. **Глоссокаликс длиннокончиковый** (Glossocalyx longicuspis): *12* — побег с женскими цветками и плодом (видны анизофилльные листья); *13* — продольный разрез женского цветка.

из двух видов монимиевых, известных в культуре в нашей стране на Черноморском побережье Кавказа. Второй вид — *дорифора сассафрас* (Doryphora sassafras), единственный представитель рода дорифора, принадлежит к подсемейству атероспермовых, 5 родов которого представлены крупными ароматическими лесными деревьями Новой Каледонии, Новой Гвинеи, Восточной Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, Чили и Патагонии. Дорифора эндемична для Австралии, местные жители называют ее австралийским, серым или черным сассафрасом. Все части деревьев, достигающих высоты 30—40 м, содержат сафрол — главный компонент масла североамериканского сассафраса беловатого (Sassafras albidum из сем. Lauraceae). Цветки дорифоры замечательны тычинками с длинным (до 1 см) шиловидным придатком связника (рис. 74). Белые обоеполые цветки собраны в 3-цветковые полузонтики, окруженные 2 крупными прицветниками. В цветках имеются стаминодии — длинные наружные и чешуевидные внутренние.

Атероосперму мускусную (Atherosperma moschatum), по-видимому, единственный вид рода атероосперма, эндемичного для Австралии и Тасмании, местные жители называют сассафрасом Виктории, сассафрасом Тасмании или южным сассафрасом (рис. 74). Как и североамериканский сассафрас, его австралийский тезка имеет такой же приятный ароматный запах коры и листьев из-за присутствия эфирных масел и главным образом сафрола, который иногда используется как заменитель масла сассафраса. Из душистой коры и листьев атероспермы приготавливают лечебный чай. В зависимости от экологических условий растение достигает размеров крупного дерева высотой до 50 м и диаметром ствола до 2,5 м, древесина которого используется для изготовления мебели, или же имеет облик невысокого деревца, иногда низкого кустарника высотой не более 3 м. Ароматные кремовые цветки атероспермы, распускающиеся зимой, окружены крупными сильно опушенными прицветниками.

Род *лаурелия* (Laurelia) насчитывает 2—3 вида, которые распространены в Чили, Патагонии и в Новой Зеландии. Разорванный ареал этого рода указывает на древние связи между флорами внетропических областей южного полушария. *Лаурелия ароматная* (L. aromatica) распространена в Америке от 34°30′ до 45°30′ южной широты. Она растет во влажных горных лесах из нотофагуса и подокарпа в Южно-Чилийских и Аргентинских Андах. Это крупные вечнозеленые деревья, высотой до 30 м. Изящными, кожистыми, темно-зелеными, душистыми листьями лаурелия напоминает сре-

дикземноморский лавр (Laurus nobilis), почему и получила название Laurelia. Население Чили называет ее просто лавром. Не только листья, но и кора, древесина, цветки и плоды лаурелии необычайно ароматны, так как содержат обильные эфирные масла, главным образом сафрол. Лаурелия ароматная — одно из известных народных лекарственных растений. Листья ее употребляются также как приправа к пище, а плоды под названием перуанский мускатный орех используются как пряность. Древесина лаурелии применяется для изготовления мебели. У индейцев Чили племени араукан ветви лаурелии служили символом славы и победы, как и лавр у древних греков и римлян.

Подсемейство сипаруновых представлено всего тремя родами — *сипаруна* (Siparuna), *глоссокаликс* (Glossocalyx) и *брактеантус* (Bracteanthus). Замечательной особенностью цветков этих растений является наличие в них так называемого велума (от лат. velum — покрывало), кожицы, закрывающей вход в гипантий, которая представляет собой вырост цветоложа. Нередко велум покрывает сверху почти полностью тычинки или плодолистики и в центре его остается лишь узкое отверстие. Во время цветения из него выступают рыльца или пыльники, тогда как нижняя часть их скрыта внутри гипантия. Очевидно, велум осуществляет защитную функцию.

Род сипаруна, самый крупный в семействе, насчитывает 150 (165) видов, которые распространены от Мексики и Вест-Индии до Перу, Боливии и Бразилии. Это ароматические кустарники (иногда лазящие) или невысокие деревья, вечнозеленые или листопадные. Они растут во влажных горных лесах. Некоторые виды сипаруны встречаются в кампосе — саваннах Южной Америки. После цветения гипантий женских цветков сипаруны разрастается и образует «ложный плод» кирпичного или темно-красного цвета величиной с ягоду крыжовника или плод опунции, у некоторых видов он похож на сиконии фикусов. При созревании «плод» раскалывается на несколько лопастей, освобождая плодики, очень похожие на семена, с мясистым темно-красным выростом, как у тамбуриссы, напоминающим ариллоиды семян. У *сипаруны кужабской* (Siparuna cujabana) черные плодики с киноварно-красным сочным придатком лежат между выростами красноватого на внутренней стороне гипантия, которые, возможно, служат для привлечения птиц (рис. 73).

Род глоссокаликс отличается от всех остальных монимиевых зигоморфным цветком. Сросшиеся члены околоцветника на одной стороне цветка вытянуты в длинную язычковидную лопасть (рис. 74). Отсюда и название рода (от греч. glossa — язык и лат. calyx — чашечка). Род насчитывает 2—4 вида, которые распространены в тропических областях Западной Африки. Это кустарники или невысокие деревья (высотой 1—12 м) с бледно-желтыми ароматными цветками, обитатели влажного тропического леса. Один лист каждой пары редуцирован до главной жилки. Этот нитевидный лист быстро опадает. Анизофиллия (неравнолистность), кроме глоссокаликса, характерна также для некоторых других представителей семейства монимиевых.

Биология монимиевых почти совсем не изучена. До сих пор неизвестно, например, как происходит у них опыление. Ароматные цветки монимиевых (иногда они со зловонным запахом), хотя часто мелки (диаметром до 1 мм) и невзрачны, собраны в многоцветковые соцветия и могут привлекать насекомых. Реже цветки крупные и лепестковидные (у тамбуриссы Перье длиной до 3,5 см). Тычиночные железки и каулифлория, очевидно, указывают на возможность насекомоопыления по крайней мере у многих представителей семейства монимиевых. К тому же большинство видов произрастает в подлеске под густым пологом тропического леса, где ветроопыление мало вероятно. Однако какие-либо сведения о посещении цветков насекомыми почти отсутствуют.

При созревании плодиков, заключенных в гипантий, происходит его раскрывание и освобождение плодиков. У большинства монимиевых они мясистые, с сочным мезокарпием, напоминающие костянки (у тамбуриссы и сипаруны с мясистым выростом), или имеют кожистый околоплодник. Плодики часто окрашены в красный, оранжевый или черный цвет. Цветоложе у многих видов становится сочным и ярко окрашенным. Костянковидные плодики монимиевых, вероятно, привлекают птиц и переносятся ими, однако наблюдения известны только для тамбуриссы и *гедикарии древовидной* (Hedycarya arborea). Это невысокое дерево (высотой 7—12 м) лесов Новой Зеландии местные жители называют «голубиным» деревом (pigeonwood). Красными сочными плодиками гедикарии, сидящими на ножках на плоском цветоложе, питаются плодоядный новозеландский голубь (Carpophaga novae-zelandiae) и разноклювая гуйя (Heterolocha acutirostris). Все виды подсемейства атероспермовых имеют сухие орешковидные плодики с тонким околоплодником, снабженным волосками, и обычно с длинным столбиком, покрытым перисторасположенными волосками. Плодики хорошо приспособлены к распространению их ветром. Орешки лаурелии переносятся ветром на большие расстояния.

СЕМЕЙСТВО ГОМОРТЕГОВЫЕ (GOMORTEGACEAE)

Одним из наиболее замечательных эндемиков центральных районов Чили является монотипный род *гомортега* (Gomortega), относившийся ранее к монимиевым, но еще в 1896 г. выделенный в самостоятельное семейство. Это крупное вечнозеленое дерево с супротивными, цельными, перистонервными, узкоэллиптическими, блестящими, ароматическими листьями, лишенными прилистников. В листьях и стеблях имеются сферические секреторные клетки. Перфорация члеников сосудов лестничная, с 9—19 перекладинами.

Цветки гомортеги в пазушных и верхушечных кистях или метелках, небольшие, обоеполые, с 2 супротивными прицветничками. Околоцветник спиральный, из (5) 6—10 (чаще всего 9) членов, постепенно уменьшающихся от внешних к внутренним, не дифференцированных на чашелистики и лепестки. Тычинок 2—11 (чаще всего 9), расположенных спирально. Непосредственно вокруг столбика расположены 1—4 (обычно 3) железковидных, на коротких ножках стаминодия, у основания которых находятся 2 крошечные железки. По мнению А. Имса (1961), базальные железки тычинок гомортеги представляют собой рудиментарные тычинки первоначально трехтычиночного пучка типа монимиевых и лавровых. Пыльцевые зерна гомортеги безапертурные, более или менее сфероидальные, с шиповатой поверхностью, напоминающей шиповатость пыльцевых зерен некоторых лавровых.

Гинецей гомортеги из 3 или чаще 2 сросшихся плодолистиков. Так как плодолистики расположены не на одинаковом уровне, то высказывалось предположение, что гинецей морфологически спиральный. Столбик короткий, 3—2-раздельный, завязь более или менее нижняя, 3—2-гнездная, с одним апикальным висячим анатропным семязачатком в каждом гнезде. Семязачатки с вверх направленным микропиле.

Гомортега — растение насекомоопыляемое, но детали механизма опыления неизвестны.

Плод обычно одногнездный и односемянный, костянковидный. Семена с хорошо развитым маслянистым эндоспермом и крупным зародышем.

Плоды гомортеги съедобны, а тяжелая, прочная и красивая древесина используется для изготовления мебели.

Гомортега обнаруживает много общего с монимиевыми, и X. Халлир (1912) включал ее даже в это семейство. Особенно близка гомортега к наиболее примитивным монимиевым, особенно к роду гортония, с которым она имеет много общего, в частности, в строении древесины. От монимиевых гомортега отличается главным образом синкарпным гинецеем, нижней завязью, односемянным костянковидным плодом и крупным зародышем.

СЕМЕЙСТВО КАЛИКАНТОВЫЕ (CALYCANTHACEAE)

Семейство каликантовых включает 3 рода и 8 видов. Каликантовые — преимущественно листопадные кустарники высотой 2—3, иногда до 6 м, с перекрестнопарными, продолговатыми или эллиптическими, цельными, перистонервными листьями, без прилистников. Лишь один род *идиоспермум* (Idiospermum) из влажных тропических лесов Северо-Восточного Квинсленда (Австралия) представлен вечнозелеными деревьями высотой 15—20 м. Некоторые его экземпляры достигают 40-метровой высоты при диаметре ствола 90 см и имеют у основания досковидные корни. В паренхиме листьев и в паренхимных тканях стебля каликантовых имеются секреторные клетки с эфирными маслами, придающие растениям пряный запах. Членики сосудов имеют косую конечную стенку с простой или реже (идиоспермум) лестничной перфорацией.

Цветки каликантовых довольно крупные, диаметром 2—4 см, темно-пурпурные (табл. 12), розоватые, белые или желтые, одиночные, расположенные на верхушке коротких облиственных побегов или в пазухах листьев, обоеполые, спиральные, с вогнутым чашевидным цветоложем (рис. 75). Околоцветник состоит из многочисленных более или менее лепестковидных, слабодифференцированных членов, расположенных в спиральном порядке. Андроцей также спиральный. Тычинок 5—30; наименьшее число тычинок наблюдается у видов рода *химонантус* (Chimonanthus), где их всего 5—10. Тычинки обычно с короткой широкой нитью или почти без нити и с широким связником, продолженным над крупными пыльниками; у австралийского рода идиоспермум тычинки лентовидные и без ясно выраженной нити, с длинными тонкими микроспорангиями; пыльники экстрорзные, раскрывающиеся продольной щелью. Пыльцевые зерна с 2 дистальными бороздами, более или менее гладкие. За нормально развитыми тычинками обычно следуют стерильные, превращенные в стаминодии. На внутренней стороне цветоложа расположены свободные и, как правило, многочисленные плодолистики (обычно около 20, а у идиоспермума только 1—2). У видов *каликантуса* (Calycanthus) и химонантуса плодолистики с длинным линейным или нитевидным столбиком, с низбегающим рыльцем, но у идиоспермума рыльце широкое, мясистое, почти сидячее. В каждом пло-

долистике 1 или 2 базальных восходящих семязачатка с микропиле, направленным вниз.

Цветки каликантовых протогиничны и, как показали Л. Дильс (1916) и В. Грант (1950), опыляются жуками. По наблюдениям американского ботаника В. Гранта, у *каликантуса западного* (Calycanthus occidentalis, табл. 12), растущего по склонам гор в Калифорнии, от созревания рылец до раскрывания пыльников проходит 12—36 ч. Цветки каликантуса не раскрываются полностью, они имеют слабый приятный аромат, но не посещаются пчелами, их опыляют небольшие, длиной всего около 3 мм, жуки из семейства блестянок (Nitidulidae). Жуки проникают в полураскрытый цветок и находят там пищу в виде сочных, легко обламывающихся, конусовидных, белых телец, расположенных на верхушках надсвязников. Такие же пищевые тельца, богатые белками, жирами и крахмалом, имеются на кончиках внутренних членов околоцветника и на стаминодиях. Они хорошо заметны по контрасту с темно-пурпурной окраской органов цветка. В момент раскрытия пыльников стаминодии приходят в движение, сгибаются к центру, надежно защищая рыльца от попадания своей пыльцы. При этом если до сих пор внутренние члены околоцветника были сомкнуты и закрывали доступ внутрь (как это наблюдается у дегенерии и эвпоматии), то теперь они раскрываются, выпуская жуков, уносящих на своем теле свежую пыльцу. Известны у каликантуса и случаи апомиксиса, т. е. развития семян без оплодотворения.

Химонантус также опыляется жуками, но об опылении цветков идиоспермума, к сожалению, сведений пока нет.

Плоды каликантовых неправильно грушевидной или эллиптической формы, длиной обычно 3—7 см и диаметром 1—2,5 см (табл. 12). Они образуются из разрастающегося цветоложа, которое, подобно плоду шиповника, содержит односемянные плодики-орешки с твердой наружной оболочкой. Плоды не опадают больше года, высыхают и обрываются ветром. Овальные темно-коричневые семена длиной 8—11 мм лишены эндосперма и почти целиком заполнены зародышем с 2 или 3—4 (идиоспермум) семядолями.

Плоды идиоспермума значительно отличаются по строению от плодов двух остальных родов. В стенках разросшегося цветоложа идиоспермума содержится только один односемянный плодик сплюснуто-шаровидной формы, диаметром 6—7 см. Пленчатая оболочка семени заключает крупный зародыш, масса которого достигает 80—160 г. Шаровидное тело его разделяется на 4 или реже 3 мясистые семядоли, прикрепленные к гипокотилю, находящемуся

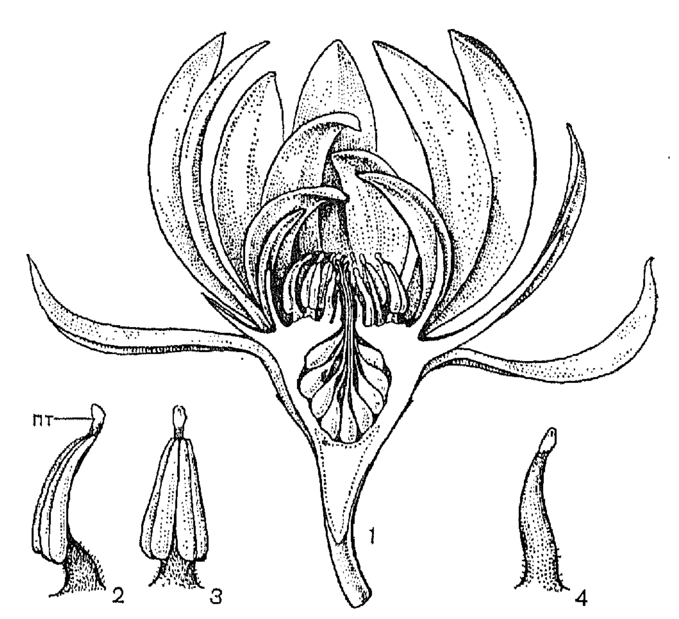


Рис. 75. Каликантус западный (Calycanthus occidentalis):

1 — цветок в разрезе; *2* и *3* — тычинка с пищевым тельцем (*пт*); *4* — стаминодий с пищевым тельцем.

в центре. При опадании плодов оболочки разрушаются, и зародыши с зелеными семядолями прорастают на поверхности земли. На стебле сеянцев идиоспермума семядоли сохраняются до двух лет. Семена всех каликантовых ядовиты, они содержат каликантин и другие алкалоиды, действующие как стрихнин, и бывают причиной отравления скота.

Каликантус и химонантус произрастают главным образом в листопадных лесах и кустарниковых зарослях в умеренно теплом климате. Североамериканский род каликантус включает один вид в Калифорнии и 3 вида в юго-восточных штатах США. Китайский род химонантус имеет 3 вида. *Химонантус китайский* (Chimonanthus chinensis), члены околоцветника которого дифференцированы на наружные, крупные, белые и внутренние, мелкие, желтоватые, китайскими ботаниками был выделен в самостоятельный монотипный род синокаликантус (Sinocalycanthus), который, однако, не получил признания.

В 1971 г. произошло вторичное открытие австралийского представителя семейства, описанного впервые в 1912 г. известным немецким ботаником Л. Дильсом по единичному экземпляру. Материал, собранный Дильсом, был утрачен, и этот вид, отнесенный им к североамериканскому роду каликантус, долгое время оставался загадкой для ботаников. Австралийский ботаник С. Т. Блейк, производивший экспертизу семян, которые вызвали отравление коров на одной из ферм Квинсленда, узнал в дереве,

послужившем причиной гибели животных, тот самый вид, который был описан Дильсом полвека назад. Вскоре в дождевых лесах Квинсленда было найдено еще несколько мест произрастания вида. Особенности строения растения, главным образом его плода и зародыша, позволили Блейку (1972) отнести этот вид к самостоятельному роду идиоспермум и даже выделить его в отдельное семейство. Но, очевидно, следует согласиться с предложением Р. Торна (1974) и рассматривать Idiospermum australiense как представителя подсемейства идиоспермовых (Idiospermoideae) в пределах семейства каликантовых.

В декоративном садоводстве каликантовые известны с XVIII в. Многочисленные разновидности *химонантуса раннего* (Chimonanthus praecox, табл. 12) ценят за зимнее цветение, которое в европейских садах приходится на январь. Его желтые или красноватые ароматные цветки распускаются до появления листьев. Культивируются также виды каликантуса.

Семейство каликантовых стоит близко к монимиевым, особенно к наиболее примитивным их представителям. От монимиевых каликантовые отличаются главным образом отсутствием эндосперма.

СЕМЕЙСТВО ЛАВРОВЫЕ (LAURACEAE)

С глубокой древности людям известны цейлонский коричник и камфорное дерево, авокадо и лавр благородный. Все они — представители одного из самых интересных семейств цветковых растений — лавровых. *Лавр благородный* (Laurus nobilis), воспетый поэтами,— вечнозеленый кустарник или дерево с красивыми кожистыми ароматными листьями (рис. 76). В честь него и названо семейство. В Древней Греции лавр считался священным растением, он был посвящен Аполлону и высаживался у его святилищ. Согласно мифу, Аполлон полюбил нимфу Дафну, которая, спасаясь от его преследования, превратилась в лавр. Отсюда и греческое название лавра — дафна. Лавровым венком увенчивали поэтов, героев, атлетов, воинов. И в наши дни с лавром связаны слова «лауреат» («увенчанный лаврами»), «бакалавр» (от лат. bacca laureus — ягода лавра) и известное выражение «почивать на лаврах».

Все лавровые, за исключением паразитного рода *кассита* (Cassytha),— вечнозеленые, реже листопадные, ароматические деревья или кустарники. Кора, древесина, листья, цветки, плоды многих видов душисты. Часто они имеют приятный (иногда пряный) запах корицы, гвоздики, мускатного ореха, лимона, аниса или камфоры из-за обильного содержания эфирных масел во всех частях растения. Кроме клеток с эфирными маслами, многие лавровые имеют сходные по форме клетки со слизью. Некоторые виды ядовиты. Плоды амазонской *окотеи ядовитой* (Ocotea venenosa), например, содержат яд, близкий по составу к кураре, которым индейцы смачивают наконечники своих стрел. Листья лавровых очередные, иногда супротивные или мутовчатые, обычно кожистые, темно-зеленые, блестящие, с восковым налетом, цельные или редко лопастные (*сассафрас* — Sassafras, *линдера* — Lindera), разнообразны по величине и форме, но всегда с цельным краем и лишены прилистников. У большинства лавровых жилкование листьев перистонервное; вторичные жилки, дугообразно изгибаясь, соединяются друг с другом у края листа уменьшающимися петлями. У ряда родов листья 3-нервные с парой сильно развитых базальных жилок. Густая тончайшая сеть жилок, составленная из правильных ячеек, позволяет палеоботаникам «узнавать» встреченные на камнях отпечатки листьев вымерших лавровых, произраставших на земле миллионы лет назад. На нижней поверхности листа в пазухах вторичных жилок нередко можно видеть пучки волосков, углубления или кармашки, часто прикрытые волосками. Это так называемые д о м а т и и (от греч. doma — дом, кровля). На верхней стороне листа они иногда образуют небольшие вздутия. Доматии постоянно встречаются, например, у *камфорного лавра* (Cinnamomum camphora, рис. 77), *окотеи пузырчатой* (Ocotea bullata), *окотеи зловонной* (O. foetens) и др. Биологическое значение доматий пока неясно. Членики сосудов у большинства представителей семейства как с лестничной, так и с простой перфорацией.

Цветки лавровых обычно мелкие, в пазушных метельчатых, кистевидных, головчатых или ложнозонтиковидных соцветиях, обоеполые, или реже однополые, циклические, обычно трехчленные, но у некоторых родов, например у лавра, двучленные. Околоцветник состоит из 6 (4) членов, более или менее сросшихся у основания, обычно в 2 однородных или лишь слабодифференцированных кругах. Довольно своеобразен андроцей лавровых. Тычинки обычно в 4 кругах, но иногда только в 3 кругах, причем члены самого внутреннего круга стерильны и представлены нектарными железками или стаминодиями. Тычинки двух внешних кругов лишены нектарных железок, но тычинки следующего, третьего круга снабжены каждая двумя нектарными железками, обычно на ножках. Как показал ряд специальных исследований, в том числе работа индийского ботаника Р. Л. Н. Састри (1965), эти железистые придатки представляют собой редуцированные тычинки. В связи с этим интересно добавить,

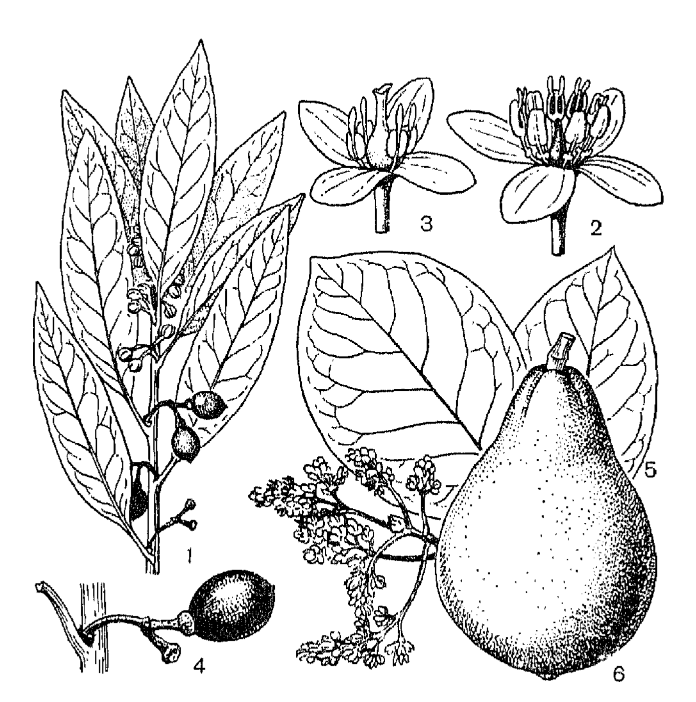


Рис. 76. Лавровые.

Лавр благородный (Laurus nobilis): *1* — побег с женскими цветками и плодами; *2* — мужской цветок; *3* — женский цветок; *4* — плод. Авокадо (Persea americana): *5* — фрагмент побега с цветками и листьями; *6* — плод.

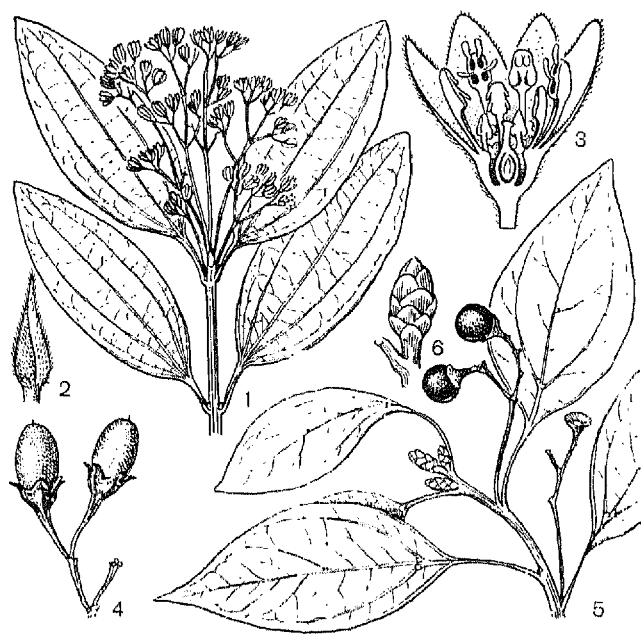


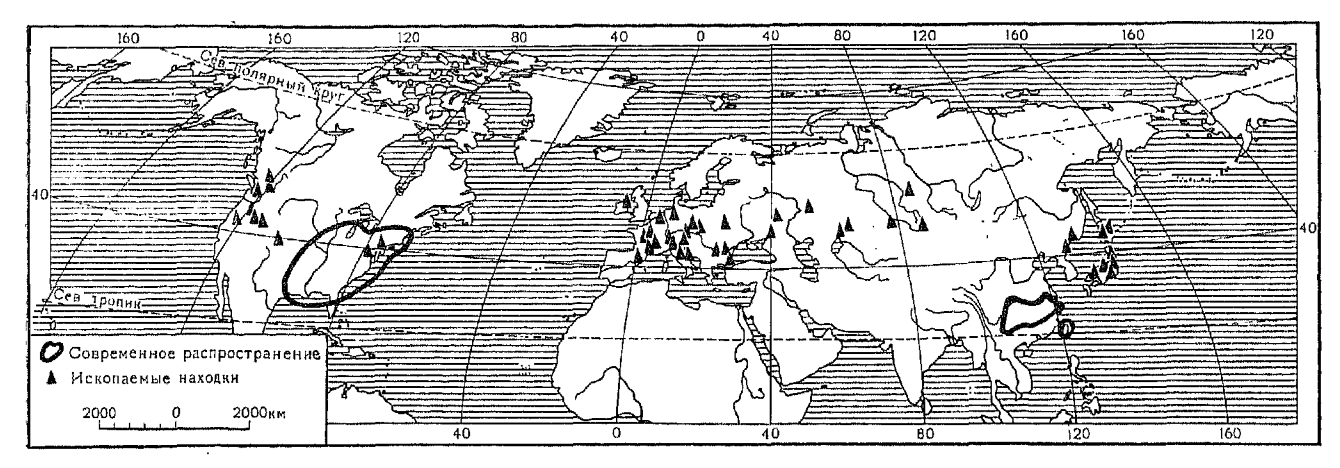
Рис. 77. Лавровые.

Коричник цейлонский (Cinnamomum zeylanicum): *1* — цветущий побег; *2* — листовая почка; *3* — продольный разрез цветка; *4* — плоды. Камфорный лавр (C. camphora): *5* — побег с плодами; *6* — листовая почка с почечными чешуями.

что у некоторых лавровых ножки нектарных железок напоминают тычиночные нити, а сами железки — пыльники, причем в этих пыльникоподобных железках иногда наблюдалось даже образование пыльцы. Более того, у некоторых родов нектарные железки сидят не на нитях тычинок, а на самом цветоложе. Эти и другие факты (особенно изучение проводящих пучков и ранних стадий развития) привели к выводу, что снабженные парными нектарными железками тычинки представляют собой редуцированный тычиночный пучок, аналогичный тычиночным пучкам монимиевых. У некоторых родов только 2 или даже 1 круг фертильных тычинок. Пыльники лавровых 4-гнездные или 2-гнездные, открываются клапанами, которые откидываются от основания к верхушкам, очень редко порами (малайский род *гексапора* — Hexapora). У 4-гнездных пыльников гнезда расположены парами — одна пара над другой — или в виде арки. У некоторых родов (например, у линдеры) только два гнезда функционируют, а два других абортированные. Обычно пыльники двух внешних кругов интрорзные, а пыльники третьего круга экстрорзные. Пыльцевые зерна безапертурные, мелкошиповатые.

Среди ботаников большие разногласия вызвало строение гинецея лавровых. Гинецей лавровых производит впечатление одноплодолистикового (мономерного), и многие ученые, начиная с английского ботаника Б. Кларка (1853, 1866), французских ботаников Жана Батиста Пэйэ (1857) и А. Байона (1862, 1872) и кончая современным американским ботаником Р. Торном (1974), придерживаются именно этой точки зрения. Однако уже в первой половине прошлого века была высказана и другая точка зрения, согласно которой гинецей лавровых в действительности не мономерный, а представляет собой результат срастания 3 плодолистиков, из которых полностью развивается и фертилен только один. Ряд современных исследований, из которых особенно важна работа швейцарского ботаника П. К. Эндресса (1972), подтверждают первую из двух точек зрения. В частности, Эндресс показал, что гинецей лавровых, как и гинецей следующего далее семейства эрнандиевых, морфологически полностью соответствует отдельному плодолистику многоплодолистикового гинецея монимиевых. Интересно, что плодолистик лавровых обнаруживает некоторые примитивные черты. Так, края плодолистика хотя и прилегают тесно друг к другу, но их срастание происходит лишь на поздних стадиях развития.

Столбик обычно развит и заканчивается верхушечным рыльцем, иногда рыльце сидячее. Завязь обычно верхняя, очень редко нижняя, с одним висячим анатропным семязачатком.



Карта 7. Современное распространение и ископаемые находки рода сассафрас.

Плод лавровых, как правило, сочный, ягодообразный или реже костянковидный, редко сухой, нераскрывающийся, голый или более или менее окружен чашевидным цветоложем (купулой), становящимся ко времени плодоношения мясистым. Он напоминает желудь, сидящий в плюске. Плодоножка часто утолщенная, сочная и яркоокрашенная. Семя лишено эндосперма, с крупным прямым зародышем, имеющим мясистые семядоли.

Семейство лавровых включает около 40 родов и, по мнению монографа семейства А. Костерманса (1957), от 2000 до 2500 видов. Оно распространено главным образом в тропических и субтропических областях земного шара, лишь немногие виды заходят в умеренную зону. Лавровые обильны в тропической Америке (особенно в Бразилии) и в тропической и субтропической Азии (особенно в Юго-Восточной Азии). Дальше всех на север (до 45° северной широты) распространены *калифорнийский лавр* (Umbellularia californica) на Тихоокеанском побережье Калифорнии и Орегона и *сассафрас беловатый* (Sassafras albidum, табл. 13), северная граница ареала которого проходит в области Великих озер (Южная Канада) (карта 7). В Азии листопадная *линдера зонтичная* (Lindera umbellata) доходит на севере до острова Хоккайдо. В Южной Америке лавровые проникают на юг до 43° южной широты в Чили (остров Чилоэ) и встречаются также в Аргентине. Они распространены также в Меланезии, Восточной Австралии и Новой Зеландии. Африка бедна лавровыми, но на Мадагаскаре их довольно много, среди них — эндемичный род *равенсара* (Ravensara).

Большинство лавровых — обитатели влажных низинных и горных тропических и субтропических лесов, важнейшей составной частью которых они являются. Лавровые поднимаются в горы до 4000 м над уровнем моря. Они часто входят в нижний древесный ярус и обычны в подлеске; лишь немногие виды принадлежат верхнему ярусу и являются лесообразующими породами. К их числу принадлежит, например, *окотея узамбарская* (Ocotea usambarensis), которая вместе с подокарпом образует влажные вечнозеленые леса в горах Восточной Африки.

Вечнозеленые лавровые леса со значительным участием буковых широко распространены в горах Восточной и Юго-Восточной Азии и Меланезии. В сезонных тропических лесах лавровые становятся редкими. Они предпочитают влажные местообитания, обычны по берегам рек, нередко встречаются в зонах, периодически затопляемых водой во время обильных дождей. Лавровые растут на хорошо дренированных почвах и на болотах, в заболоченных лесах на торфяниках. Один из видов *криптокарий* (Cryptocarya) произрастает на Соломоновых островах по внутреннему краю мангровых зарослей. *Эвсидероксилон Цвагера* (Eusideroxylon zwageri), растение островов Калимантан и Суматра, образует почти чистые древостои на песках и выходах песчаника. По распространению этого дерева можно судить о геологическом строении местности. Растение имеет очень прочную и тяжелую («железную») древесину, которая высоко ценится и используется для свай в морской воде, перекрытий домов, в строительстве пристаней. Леса из «железного» дерева занимают плоские приречные равнины и непосредственно прилегающие к ним пологие склоны. Явную неспособность этого растения расселяться на крутых склонах объясняют тем, что тяжелые яйцевидные плоды скатываются по склону вниз. Гораздо реже лавровые встречаются в умеренно сухих местообитаниях, в прибрежных зарослях кустарников, в сухих лесах, в саваннах. Несколько представителей семейства про-

израстает в областях со средиземноморским климатом, с мягкой влажной зимой и жарким сухим летом в формациях вечнозеленых жестколистных кустарников — в маквисе Средиземноморья (*лавр благородный* — Laurus nobilis), чапарале Калифорнии (калифорнийский лавр), маторале Центрального Чили (*криптокария белая* — Cryptocarya alba). Последнее растение, вечнозеленый кустарник или невысокое дерево с кожистыми листьями, покрытыми толстой кутикулой, встречается от 32 до 39° южной широты, от уровня моря до высоты 2000 м в глубоких ущельях и на влажных участках тенистых склонов гор Центрального Чили, где период засухи длится до 7 месяцев в году. Более влажные низкие лавровые леса из *пеумо* (Cryptocarya peumus) и *беллото* (Beilschmiedia miersii) в Центральном Чили, высота которых достигает 10—15 м, чисто внешне напоминают средиземноморские леса из каменного дуба (Quercus ilex). Единственный европейский представитель семейства — лавр благородный, одно из характерных растений маквиса Средиземноморья. Он растет главным образом вблизи побережий, на склонах, обращенных к морю, в горных ущельях и долинных лесах, входит в подлесок. Лавр встречается по всей Средиземноморской области и культивируется с древних времен во многих странах. В СССР дикорастущий лавр известен лишь в Западном Закавказье в нижнем лесном поясе. Великолепные декоративные качества лавра сделали его одним из излюбленных парковых растений. Сухие листья лавра с давних пор употребляются как ароматическая приправа к пище, используются в консервной и кондитерской промышленности; душистое эфирное масло из листьев применяется в парфюмерии, кондитерском и ликерном производствах и в медицине, а жирное масло из плодов — в ветеринарии и мыловарении.

Другой вид лавра, *лавр азорский*, или *канарский* (Laurus azorica), растет на Канарских и Азорских островах и на острове Мадейра, где вместе с другими эндемичными для Макаронезии представителями этого семейства образует влажный вечнозеленый лавровый лес в поясе постоянных туманов на высоте 400—1300 м над уровнем моря. Эти леса представляют собой реликты в настоящее время исчезнувших третичных лавровых лесов, покрывавших Южную Европу и Кавказ.

Один из интереснейших родов лавровых — сассафрас. В современной флоре он насчитывает всего 3 вида, произрастающих в удаленных друг от друга областях — в восточной части США и в Китае (карта 7). Однако в третичное время сассафрас был широко распространен по всему северному полушарию и представлен примерно 10 вымершими видами (карта 7). Род замечателен исключительным разнообразием листьев. На одном дереве и даже побеге можно видеть и цельные, и 2—3—5- и 7-лопастные листья. *Сассафрас беловатый*, или *лекарственный* (Sassafras albidum, табл. 13), двудомное ароматическое дерево (высотой иногда до 40 м и диаметром 1,8 м) или кустарник восточных и юго-восточных штатов США (рис. 78), необычайно красив во все времена года. Зимой он выделяется красновато-коричневой корой и ярко-зелеными побегами; весной — свисающими кистями золотистых цветков в пазухах опадающих крупных почечных чешуй и пучками распускающихся листьев; летом — красивой листвой и темно-голубыми костянками, окруженными красными или оранжевыми купулами на ярко-красных булавовидно вздутых плодоножках; осенью — яркой осенней раскраской листвы, напоминающей наши клены. Сассафрас беловатый растет в широколиственных лесах, предпочитает сухие, открытые, солнечные места. Это красивое растение нередко является сорным и причиняет немало неприятностей американским фермерам: часто поселяется на старых заброшенных полях, по обочинам дорог, вдоль живых изгородей, на старых пастбищах и благодаря обилию корневых отпрысков вскоре образует заросли, трудно поддающиеся выкорчевыванию. Выделяя в окружающую среду летучие яды, он подавляет рост других растений и благодаря этому в течение многих лет сохраняет почти чистые насаждения. Одним из сильно токсичных веществ, выделяемых корневой системой сассафраса, является сафрол — главный компонент эфирных масел его корней. Сассафрас — одно из первых американских растений, привлекших внимание европейцев и интродуцированное в Европу. По крайней мере в течение двух столетий сассафрас считали панацеей от многих болезней (и, в частности, как средство против лихорадки). Снаряжались специальные экспедиции на американское побережье в поисках сассафраса, но постепенно его исключительные свойства были опровергнуты. Однако и сейчас жители сельских районов США еще глубоко верят в его целебные свойства. Все части растения содержат эфирные масла, но особенно они обильны в коре корней, из которой готовят весенний тонизирующий напиток —«чай сассафрас».

Большой вклад в изучение этого труднейшего и богатого видами семейства внес голландский ботаник А. Костерманс, лучший знаток лавровых и, по образному выражению ботаника Л. Бернарди, «наш ,Вергилий' в запутанном мире лавровых». Костерманс делит лавровые на два подсемейства — собственно лавровых

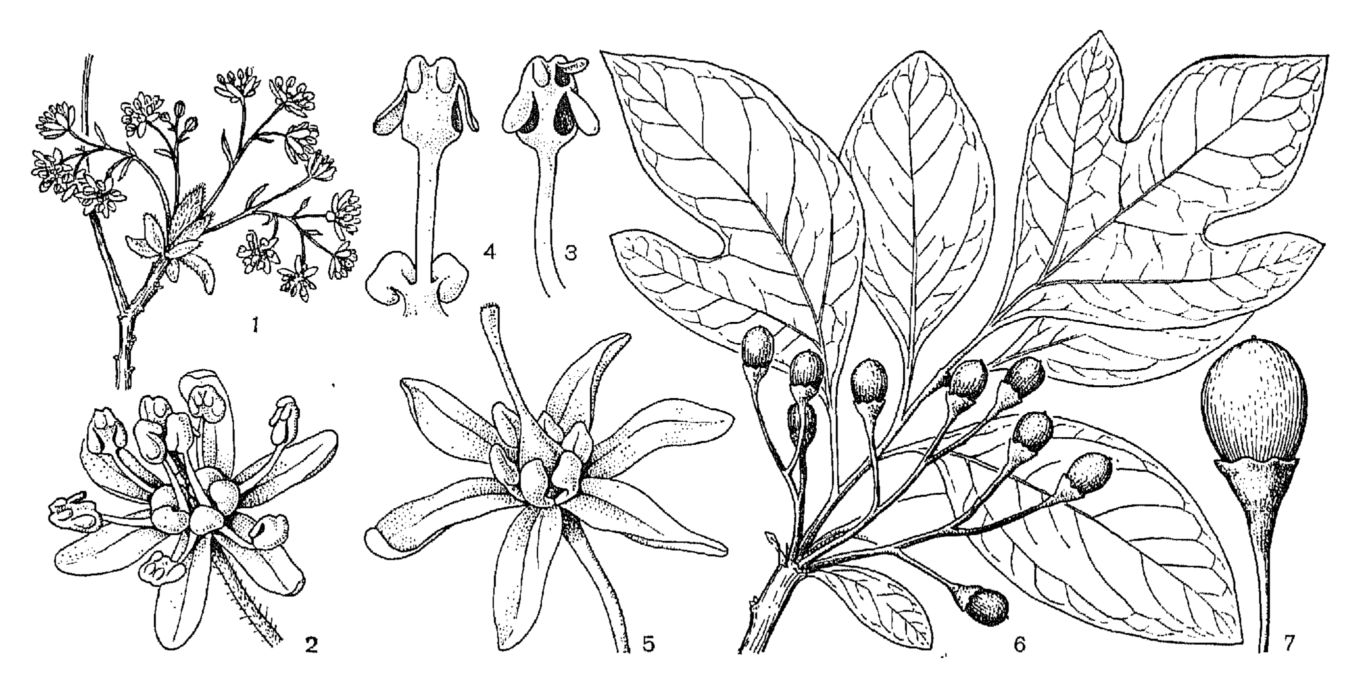


Рис. 78. Сассафрас беловатый (Sassafras albidum):
1 — побег с мужскими цветками; *2* — мужской цветок (в основании тычинок внутреннего круга — железки); *3* — тычинка наружного круга; *4* — тычинка внутреннего круга (в основании нити — пара железок); *5* — женский цветок; *6* — побег с листьями и плодами; *7* — плод с купулой.

(Lauroideae), к которому принадлежат все древесные роды, и касситовых (Cassythoideae) с единственным паразитным родом кассита. Подсемейство лавровых включает 5 триб, каждая из которых, в свою очередь, подразделена по числу пыльцевых гнезд на две подтрибы. У растений трибы персейных (Perseeae, 12 родов), в отличие от остальных триб, плод голый, без купулы. Важнейший представитель трибы — род *персея* (Persea) — насчитывает около 150 видов вечнозеленых деревьев и кустарников, которые распространены в тропической и субтропической Америке, в Восточной и Юго-Восточной Азии и в Макаронезии. Сюда же относится и *авокадо*, или *персея американская* (P. americana), с крупными ягодообразными плодами — ценное плодовое дерево, которое разводится также на юге Черноморского побережья Кавказа (рис. 76). Триба коричниковых (Cinnamomeae, 13 родов) охватывает виды, у которых плоды в нижней части окружены купулой. Род *коричник* (Cinnamomum), важнейший представитель семейства, насчитывает 250—300 видов вечнозеленых ароматических деревьев и кустарников с кожистыми листьями, обычно супротивными и 3-нервными, реже перистонервными (рис. 77). Он широко распространен в тропической и субтропической Азии, на островах Полинезии, в Австралии, а также в тропической Америке. Срезанная кора и смятые листья издают ароматный (нередко пряный) запах корицы, гвоздики, мускатного ореха, камфоры или сафрола. Различные виды коричника дают корицу, камфору, эфирные и жирные масла, лекарственные вещества, ценную древесину, являются великолепными декоративными растениями и широко культивируются. К этой же трибе принадлежит род окотея. Около 400 видов окотеи (Костерманс включает сюда также американский род Nectandra в качестве подрода) распространены в тропической и субтропической Америке, в тропической и Южной Африке и на Мадагаскаре, а также на Канарских островах и на острове Мадейра. Ряд видов окотеи дает ценную древесину. У представителей трибы криптокариевых (Cryptocaryeae, 3 рода) плод полностью включен в разрастающуюся купулу, остается лишь пора на ее верхушке с остатками околоцветника. Пантропический род криптокария включает 200—250 видов и встречается в тропических и субтропических областях обоих полушарий, отсутствует он только в Центральной Африке. Центр развития рода — Малезия. Тесно связан с криптокарией эндемичный для Мадагаскара род равенсара, состоящий из 18 видов. У видов трибы лавровых (Laureae), в отличие от остальных представителей семейства, соцветия (ложные зонтики) окружены оберткой из крупных накрест расположенных остающихся прицветников. Эту трибу составляют 4 рода, два из которых (*литсея* — Litsea,

неолитсея — Neolitsea) имеют 4-гнездные пыльники, а остальные (лавр, линдера) — 2-гнездные. Литсея, крупнейший род лавровых, насчитывает около 400 видов вечнозеленых или листопадных кустарников и деревьев. Он распространен преимущественно в тропических и субтропических областях Азии (на севере до Японии и Корейского полуострова), в Новой Каледонии, Австралии, Новой Зеландии, а также в Северной Америке (5 видов). И наконец, триба гиподафниевых (Hypodaphnieae) состоит из единственного монотипного западноафриканского рода *гиподафнис* (Hypodaphnis), имеющего нижнюю завязь.

Род кассита резко отличается от всех лавровых своим обликом и экологией и иногда даже выделяется в отдельное семейство (рис. 79). Внешне кассита настолько похожа на повилику (Cuscuta), что нередко принимается за нее. Само название Cassytha — греческое название повилики (kasytas или kadytas). Эти растения — яркий пример конвергентной эволюции в растительном мире в связи с приспособлением к паразитному образу жизни. Вьющиеся нитевидные желтоватые или бледно-зеленые, похожие на проволоку, обильно ветвящиеся стебли касситы с превратившимися в крошечные чешуи листьями и с многочисленными присосками (гаусториями) обвивают травы, кустарники или деревья, образуя густые сплетения. С помощью присосок они высасывают из растения-хозяина воду и питательные вещества. Но, в отличие от повилики, кассита содержит в стеблях хлорофилл и способна к фотосинтезу. Кассита — многолетнее растение и чаще паразитирует на многолетних же растениях. Она встречается на травах, кустарниках и деревьях, лиственных и хвойных и даже на другом паразитном растении — ремнецветнике длинноцветковом (Loranthus longiflorus). Более того, кассита способна паразитировать даже на собственном теле. Нередко можно видеть сплетенные друг с другом ветви ее с развитыми присосками. Мелкие (диаметром 2 мм) желтовато-белые обоеполые цветки касситы в пазухах маленьких прицветников с 2 крошечными прицветничками собраны в колосовидные, кистевидные или головчатые соцветия. При первом взгляде на касситу вряд ли кому придет в голову мысль о ее родстве с лавровыми. А между тем стоит лишь внимательно рассмотреть цветок и плод касситы, чтобы легко обнаружить их поразительное сходство. У касситы типичный цветок лавровых. 9 фертильных тычинок расположены в 3 кругах, а 4-й круг превращен в стаминодии. 2-гнездные пыльники открываются маленькими клапанами. Мелкие цветки касситы большей частью клейстогамные, редко

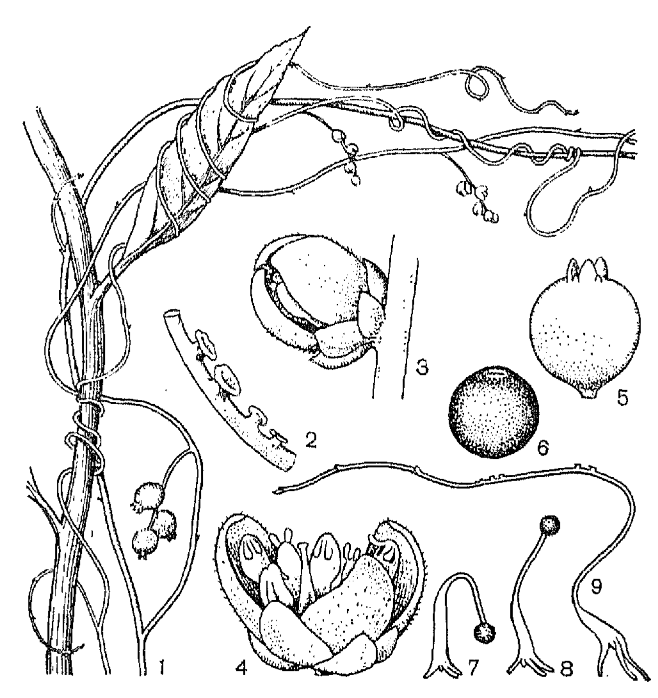


Рис. 79. Кассита нитевидная (Cassytha filiformis):
1 — общий облик растения с соцветиями и плодами; *2* — присоски; *3* — цветок; *4* — раскрытый цветок (видны двугнездные тычинки с клапанами); *5* — плод в купуле; *6* — плод без купулы; *7* и *8* — различные стадии прорастания семени (видны боковые корни); *9* — проросток.

они слегка открыты на верхушке. Костянковидный плод полностью включен, как у криптокарии, в разрастающуюся сочную купулу, которая имеет маленькое отверстие на верхушке, окруженное остающимся околоцветником. Красная, желтая, зеленая или белая сочная купула выполняет функцию околоплодника. Семенная кожура плотная и хорошо предохраняет семя от разрушения даже при прохождении через кишечный тракт птиц. Семена касситы с толстыми, мясистыми, часто неравными семядолями могут прорастать в почти чистом песке. Стенки ее плода, как и другие части растения, содержат обильную слизь. Сочные ткани купулы и плода, разрушаясь, ослизняются и задерживают воду, создавая тем самым необходимый субстрат для прорастающего семени. Первичный корень, проникнув в поверхностный слой почвы, сразу же прекращает свой рост. Образующиеся 3—5 боковых корней быстро обгоняют его и, как якорь, закрепляют растение в почве. Развивающийся тонкий, почти нитевидный ярко-зеленый стебель быстро удлиняется. Его верхушка, совершая круговые вращательные движения, приходит в соприкосновение с каким-либо растением, обвивает его и сразу же образует присоски. Укрепившись на растении-хозяине, кассита полностью теряет контакт с

почвой и продолжает жить теперь уже исключительно как паразит. Корни отмирают приблизительно через 7 недель после прорастания семени. Этот любопытный род объединяет до 20 видов, произрастающих в тропических и субтропических областях, главным образом в Австралии; несколько видов имеется в Африке, и лишь *кассита нитевидная* (Cassytha filiformis) широко распространена в тропиках Старого и Нового Света, встречается на всех тропических побережьях, на больших и малых коралловых островах. Это растение имеет плавучие плоды, которые остаются невредимыми в морской воде месяцами и, очевидно, распространяются морскими течениями; в расселении растения, вероятно, принимают участие также птицы, поедающие его плоды. Так, плоды были обнаружены в зобе голубей. Любопытно, что кассита нитевидная была найдена на острове Кракатау в 1897 г., через 14 лет после сильнейшего извержения вулкана, уничтожившего на острове всю растительность. Кассита — растение морских побережий, пляжей, сухих приморских зарослей кустарников, гораздо реже встречается она в саваннах и сухих лесах. Она растет на сухих открытых, солнечных участках. Редукция листьев в чешуи, погруженные устьица, большое количество слизи в стенках клеток, опушенность, толстая кутикула, покрывающая стебли,— все это приспособления к жизни в условиях значительного дефицита влаги, неблагоприятного для подавляющего большинства лавровых. Кассита может быть злостным вредителем. На острове Пуэрто-Рико, например, она представляет реальную угрозу и объявлена «общественным врагом № 1».

Все остальные лавровые — древесные растения: от низких кустарников высотой менее 1 м до деревьев влажного тропического леса, достигающих в высоту 50 м. Некоторые кустарниковые виды окотеи и коричника в умеренно сухих местообитаниях Бразилии напоминают своим обликом вересковых. Вьющиеся или лазящие кустарники среди лавровых редки. *Линдера торфяная* (Lindera turfosa) в заболоченных лесах на острове Калимантан — стелющийся кустарник или невысокое (до 4 м) дерево. У некоторых видов ветви настолько слабые, что нуждаются в поддержке окружающих растений. Один из видов *алсеодафны* (Alseodaphne) в сезонном листопадном тропическом лесу на острове Шри-Ланка и на юге Индии замечателен толстой, глубоко трещиноватой пробковой корой, которая позволяет ему противостоять выжиганию. Большинство же видов этого рода (их известно 50), обитатели влажных вечнозеленых лесов от Юньнани до Калимантана и Филиппин, имеют гладкую белую кору с крупными чечевичками. У тропических лавровых обычны небольшие досковидные корни (высотой не более 1,5—2 м). Редко некоторые болотные виды развивают дыхательные корни (пневматофоры), торчащие вверх из субстрата. Имеются сведения о присутствии микоризы на корнях сассафраса, линдеры и окотеи. Эндотрофная микориза наблюдалась у авокадо в Израиле.

На некоторых видах лавровых поселяются муравьи. В лесах Новой Гвинеи произрастают *криптокария красивожилковатая* (Cryptocarya caloneura), *криптокария многометельчатая* (C. multipaniculata), *бейлшмидия мирмекофильная* (Beilschmiedia myrmecophila), *литсея красиволистоцветная* (Litsea calophyllantha) и *эндиандра муравьиная* (Endiandra formicaria), у которых черные агрессивные муравьи выедают сердцевину побегов, оставляя на их верхушках округлые или овальные входные отверстия. Муравьи охотно поселяются в полых, лишенных сердцевины побегах и осевых частях крупных соцветий южноамериканских видов окотеи (подрод *плеуротириум* — Pleurothyrium), а также иногда в крупных листовидных почечных чешуях *актинодафны полуторафутовой* (Actinodaphne sesquipedalis).

Большинство лавровых — вечнозеленые растения. Листопадные виды приурочены в основном к умеренным областям, но встречаются и в тропических районах. Листовые почки с почечными чешуями имеются не только у листопадных представителей, но и у многих вечнозеленых тропических и субтропических видов. У родов криптокарии, персеи и алсеодафны почки голые. У лавровых влажного тропического леса наблюдается периодическое опадение листьев, не связанное с определенным временем года. Некоторые виды алсеодафны полностью обнажаются на короткий период времени. Вечнозеленая *нектандра кожистая* (Nectandra coriacea) на Кубе в условиях сезонного климата частично или полностью теряет листья в сухое время года. Продолжительность жизни листьев вечнозеленых лавровых разная: у калифорнийского лавра — 2—6 лет, у *литсеи японской* (Litsea japonica) — 5—7 лет, у *бибиру* (Ocotea rodiaei) — 2—3 года, у лавра благородного в условиях влажного климата — 2—4 года. Распускание молодых листьев — один из наиболее красочных сезонов во влажном тропическом лесу. Окраска молодой листвы у лавровых от почти белой до розовой, пурпурной (как у видов коричника), желтой и коричневой. У эвсидероксилона с середины февраля до середины июля сразу на многих верхушках побегов появляются молодые красные листья. Одновременно происходит опадение старых листьев.

Уже присутствие в цветках лавровых нектарных железок указывает на их опыление насекомыми. Хотя сами цветки у лавровых мелкие и невзрачные, обычно бледно-желтые или зеленоватые, белые, редко желтые или красные, они собраны в многоцветковые крупные соцветия и потому видны на значительном расстоянии, привлекая насекомых. К тому же цветки обычно имеют приятный запах меда, жасмина, аниса. Особенно хорошо заметны соцветия у листопадных видов, цветущих в безлистном состоянии или одновременно с распусканием листьев. Железки, маленькие или крупные, заполняющие все пространство между тычиночными нитями, часто отличаются от остальных частей цветка окраской; они оранжевые, коричневые или черные с блестящей, более или менее клейкой поверхностью. Наблюдается некоторая связь между положением железок и расположением пыльцевых гнезд тычинок. Обычно пыльники открываются в сторону железок, так что пыльца, высыпающаяся из гнезд, попадает на тело опыляющего насекомого, двигающегося к железкам в поисках нектара. Гнезда пыльников вскрываются одновременно в наружных кругах тычинок, открывание гнезд третьего круга происходит позже. После вскрывания пыльников клапаны значительно сокращаются. У лавра они всегда намного меньше, чем отверстия, которые должны закрывать. В росистые ночи и в дождливую погоду клапаны закрываются, а в сухую погоду вновь откидываются наверх и выбрасывают пыльцу. У некоторых лавровых морфологически обоеполые цветки (с тычинками и плодолистиком) часто функционируют как однополые. У некоторых видов персеи, например у авокадо, наблюдается неодновременное созревание пыльников и рылец (дихогамия). У авокадо каждый цветок раскрывается дважды. Он функционирует то как женский, то как мужской. В первое раскрывание цветка зрелые рыльца готовы к опылению, во время второго пыльники выбрасывают созревшую пыльцу. Дихогамия препятствует самоопылению или ограничивает его. Однако у авокадо самоопыление полностью не исключено, в частности, из-за затягивания первого периода, когда в одно и то же время в цветках имеются и зрелые плодолистики и созревшая пыльца. Опыление цветков авокадо осуществляют мухи, осы, пчелы. Цветки малайского *коричника вялого* (Cinnamomum iners), издающие неприятный запах, привлекают мух, журчалок, маленьких «металлической» окраски жуков и многих других мелких насекомых. Посетители цветков лавра благородного — мухи, осы, пчелы и изредка муравьи. На цветках сассафраса обнаружен 91 вид насекомых, чаще других посещают цветки мухи и маленькие пчелы. У некоторых видов алсеодафны и *ликарии* (Licaria) околоцветник остается при цветении почти закрытым; пыльники настолько толстые, что ими полностью заполнено все пространство, железки же очень маленькие. В таких цветках самоопыление кажется неизбежным.

Плоды лавровых распространяются главным образом птицами. Блестящие черные или темно-синие, иногда красные, редко желтые или чисто-белые ароматные плоды — любимая пища многих птиц. Мякоть плода обычно тонкая, горькая и вяжущая на вкус, но у авокадо она достигает значительной толщины и имеет приятный вкус. Часто птиц привлекают не столько плоды, сколько сочные и ярко окрашенные в желтый или красный цвет купулы или булавовидно расширенные мясистые и также ярко-окрашенные плодоножки. У некоторых видов плодоножки сильно вздуты, сочные и окрашены в красный или желтый цвет (*дехаасия* — Dehaasia, алсеодафна). Иногда же роль приманки выполняют разрастающиеся и окрашенные в красный цвет оси соцветий (как у *фебе эллиптической* — Phoebe elliptica), заметно выделяющиеся на фоне зелени листвы. У сассафраса беловатого красные или оранжевые купулы и расширенные в верхней части плодоножки составляют контраст с темно-голубыми или темно-синими с сизоватым налетом костянками и потому заметны птицам издалека. Известно 18 видов птиц, питающихся плодами сассафраса. Список видов лавровых, плоды которых поедаются и распространяются птицами, достаточно велик. Помимо уже названных, это виды коричника и криптокарии, окотеи и бейлшмидии, литсеи и персеи, лавра благородного и т. д. Некоторые плоды, кроме птиц, поедаются также летучими мышами, белками, музангами и обезьянами. Крупные (длиной до 15 см и более), тяжелые плоды произрастающего на островах Суматра и Калимантан рода эвсидероксилон переносятся на землю дикобразами и иногда обезьянами. Сочные плоды авокадо с нежной, маслянистой мякотью — любимое лакомство многих наземных животных, которые разыскивают опавшие плоды на земле. Среди них — дикие кошки и ягуары Америки. Крупные легкие плоды *кариодафнопсиса* (Caryodaphnopsis) с тонкой ароматной мякотью и крупным семенем плавают в воде благодаря заполненному воздухом пространству между семенной кожурой и эндокарпием. Виды этого рода (их 7) встречаются вдоль рек и речушек на пойменном аллювии от Юньнани до Индокитая, на острове Калимантан и на Филиппинах

Лавровые — очень важная в экономическом отношении группа растений. Съедобные плоды

авокадо, или аллигаторовой груши,— один из ценнейших продуктов питания населения тропических стран (рис. 76). Родина авокадо — Мексика и Центральная Америка. В настоящее время оно широко культивируется в тропических и субтропических областях Старого и Нового Света. Замечательная особенность плодов авокадо, часто напоминающих по форме грушу, масса которых колеблется от 50 до 800 г,— исключительно высокое содержание в нежной мякоти масла (25—32%) и незначительная сахаристость, которые в сочетании с богатством белками, минеральными солями и витаминами делают их ценнейшим диетическим продуктом. Это скорее овощ, чем фрукт. Съедобны плоды и некоторых других лавровых. Кора, листья, плоды многих видов лавровых используются как пряность. Кора *коричника цейлонского* (Cinnamomum zeylanicum) — цейлонская, или настоящая, корица. Родина растения — Южная Индия и остров Шри-Ланка, где оно также культивируется. Его разводят в ряде стран Азии и тропической Америки.

Китайская корица, или кассия,— кора *коричника китайского* (Cinnamomum cassia) — применяется как заменитель шри-ланкской корицы, несколько уступая ей по качеству. Как пряность используются также незрелые сушеные плоды кассии («почки кассии»). Коричник китайский происходит из Южного Китая и в настоящее время известен только в культуре. Его разводят в странах Восточной и Юго-Восточной Азии и в тропической Америке. Это растение культивировалось в Китае уже за 2700 лет до н. э. Корица под названием кассия была известна в Египте еще за 17 веков до н. э., а в V в. до н. э. у древних греков встречается указание на «киннамон» (kinnamomon — древнегреческое название корицы, от которого и было образовано название рода Cinnamomum). Кроме коричников, как пряность хорошо известна также кора ряда других лавровых, плоды и кора мадагаскарской *равенсары ароматной* (Ravensara aromatica), американский *мускатный орех* (Cryptocarya moschata) и др. Камфорный лавр, или *коричник камфорный* (Cinnamomum camphora),— источник натуральной камфоры. Он растет в горах на юге континентального Китая, на острове Тайвань, в Южной Японии и Северном Вьетнаме, где образует тенистые леса на высоте от 300 до 1800 м над уровнем моря. Это растение часто встречается в парках во многих странах мира как декоративное. Эфирные масла, извлекаемые из листьев, коры, древесины, плодов и корней многих лавровых, находят применение в медицине, парфюмерии, используются для ароматизации и т. д. Высоко ценится древесина ряда лавровых. Она прочная, красиво окрашенная, часто ароматная, устойчивая против термитов и других насекомых, гниения при контакте с почвой, воздействия морской воды, климатических колебаний, легко обрабатывается.

СЕМЕЙСТВО ЭРНАНДИЕВЫЕ (HERNANDIACEAE)

Близкое родство с лавровыми имеет небольшое, но очень своеобразное семейство эрнандиевых. Оно включает всего 4 рода и до 70 видов, распространенных в тропических областях Старого и Нового Света. Семейство естественно подразделяется на два довольно обособленных подсемейства, каждое из двух родов: эрнандиевые (Hernandioideae) с родами *эрнандия* (Hernandia) и *иллигера* (Illigera) и гирокарповые (Gyrocarpoideae) с родами *гирокарпус* (Gyrocarpus) и *спараттантелиум* (Sparattanthelium), иногда рассматриваемые как самостоятельные семейства. Различия их касаются не только признаков соцветий, цветков, способа раскрывания пыльников, формы рылец, строения зародыша, величины пыльцевых зерен, структуры устьичного аппарата, присутствия или отсутствия железистого опушения и цистолитов, строения древесины и числа хромосом (у эрнандиевых $n = 20$, а у гирокарповых $n = 15$), но и химизма растений (способность к синтезу флавоноидных соединений). Обе группы, очевидно, очень рано дивергировали от общего предка, и вполне возможно, что дальнейшие исследования приведут к необходимости рассматривать их как самостоятельные семейства.

Все виды этого семейства — древесные растения. Среди них есть вечнозеленые деревья (эрнандия) высотой до 35 м, иногда с небольшими досковидными корнями, листопадные деревья (гирокарпус), часто с толстым, вздутым стволом (бутылочные деревья), с мягкой белой древесиной и тонкой гладкой корой, лианы (иллигера, спараттантелиум) длиной до 20—24 м, взбирающиеся на деревья с помощью усиковидных черешков листьев (иллигера) или боковых укороченных побегов (спараттантелиум), иногда безлистных и крючковидно изогнутых, прямостоячие или лазящие кустарники. Листья очередные, цельные, иногда щитовидные (эрнандия), 3—5-лопастные (гирокарпус) или пальчатосложные (иллигера), пальчатонервные или перистонервные, без прилистников. У видов подсемейства эрнандиевых имеются многоклеточные железистые волоски. Крючковидно изогнутые волоски на верхней поверхности листьев у *иллигеры мадагаскарской* (Illigera madagascariensis) цепляются за опору при касании и, очевидно, служат для фиксации положения вьющихся по-

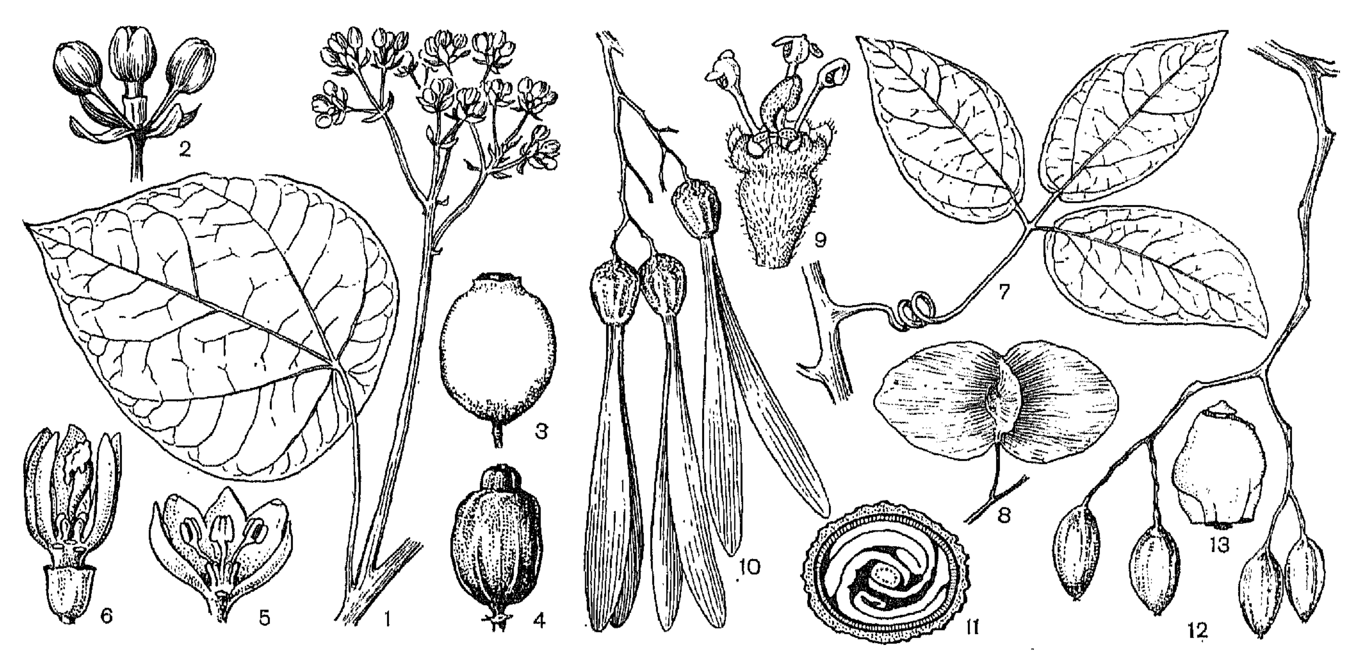


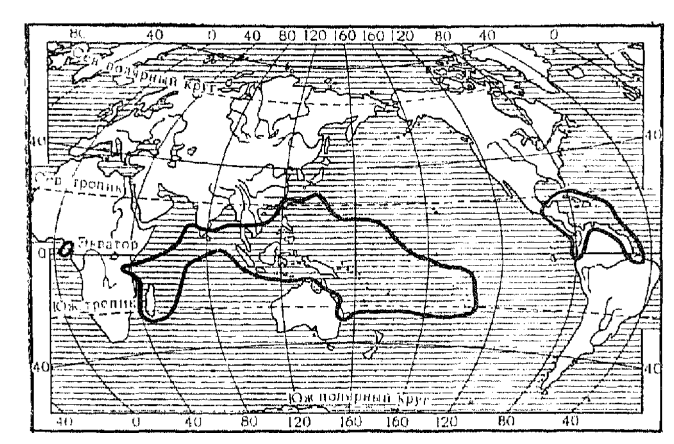
Рис. 80. Эрнандиевые.

Эрнандия кувшинколистная (Hernandia nymphaeifolia): *1* — цветущий побег; *2* — полузонтик из 3 цветков с прицветниками (женский цветок с купулой, два мужских цветка на цветоножках); *3* — плод с купулой; *4* — плод без купулы. Эрнандия сонорская (H. sonora): *5* — мужской цветок; *6* — женский цветок. Иллигера розовоцветковая (Illigera rhodantha): *7* — вегетативный побег со сложным тройчатым листом; *8* — плод с боковыми крыльями. Гирокарпус американский (Gyrocarpus americanus): *9* — цветок (околоцветник удален); *10* — плоды с верхушечными крыльями; *11* — поперечный разрез плода. Спараттантелиум голый (Sparattanthelium glabrum): *12* — плоды. Спараттантелиум ботокудорский (S. botocudorum): *13* — зародыш.

бегов. В листьях и стеблях имеются секреторные клетки с эфирными маслами, иногда со слизью (эрнандия); присутствие цистолитов у гирокарповых отличает их не только от эрнандиевых, но и от всех других представителей этого порядка. Устьица с 2 побочными клетками (подсемейство эрнандиевых) или без них (подсемейство гирокарповых). Членики сосудов с простой перфорацией, поровость боковых стенок обычно очередная.

Цветки эрнандиевых мелкие, собраны в пазушные или редко верхушечные соцветия, обоеполые (иллигера и спараттантелиум), однополые и однодомные (эрнандия) или реже полигамные (гирокарпус), 3—5-членные (рис. 80). Околоцветник не дифференцирован на чашечку и венчик, из 4—10 членов, расположенных в 2 круга или реже в 1 круг, свободных или сросшихся у основания, иногда неравных (гирокарпус). Тычинки в одинаковом числе с внешним кругом околоцветника или их меньше (гирокарпус и спараттантелиум). Тычиночные нити часто у основания с парными или одиночными нектарными железками, которые рассматриваются как рудиментарные боковые тычинки первоначального пучка из 3 тычинок (сходство с монимиевыми и лавровыми). Пыльники 2-гнездные, вскрываются латерально или интрорзно 2 клапанами. Пыльцевые зерна безапертурные, мелкошиповатые, у представителей подсемейства эрнандиевых сходные с пыльцой рода пеумус из семейства монимиевых, а у представителей подсемейства гирокарповых более сходные с пыльцой лавровых. *Иллигера сулавесская* (Illigera celebica) замечательна лепестковидными тычинками, красные нити которых, улиткообразно закрученные в бутоне, уплощены и при цветении более чем в два раза длиннее околоцветника. Стаминодии чередуются с тычинками или отсутствуют. Наиболее просто устроен цветок у видов спараттантелиума, который лишен как нектарных железок на тычиночных нитях, так и стаминодиев. Большинство цветков опадает рано. Гинецей образован одним плодолистиком; завязь нижняя, одногнездная, с одним висячим анатропным семязачатком. Столбик желобчатый со щитовидно расширенным рыльцем (подсемейство эрнандиевых) или рыльце головчатое и столбик нежелобчатый (подсемейство гирокарповых). Раздельнополость, нектар, выделяемый железками, аромат цветков, очевидно, указывают на опыление эрнандиевых насекомыми. Вместе с тем у подсемейства гирокарповых не исключена и анемофилия.

Плоды сухие, нераскрывающиеся, с продольными ребрами, иногда крылатые. У эрнандии плод длиной 1—4 см заключен в раз-



Карта 8. Ареал рода эрнандия.

растающуюся вздутую сочную купулу с отверстием на верхушке (рис. 80), которая может достигать 5,5 см (Hernandia guianensis) и даже 7—10 см (H. rostrata). У ряда видов купула ярко окрашена в красный, желтый или черный цвет и, очевидно, привлекает животных, которые распространяют семена этих растений. У плодов некоторых видов приречных и прибрежных лесов купула зеленоватая, белая или кремовая, а верхушка плода плотно прилегает к отверстию купулы, образуя закрытую воздушную камеру, которая придает плавучесть плодам в речной или морской воде. У гирокарпуса и иллигеры плоды крылатые. У первого рода они с длинными (до 13,5 см) верхушечными крыльями (рис. 80), которые, по мнению немецкого ботаника К. Кубицки (1969), представляют собой особые образования, развившиеся в результате активности меристемы в основании более крупных боковых долей околоцветника, а не разросшиеся доли околоцветника, как обычно считают. Эти растения цветут и плодоносят в безлистном состоянии. Благодаря крыльям свисающие вниз плоды могут переноситься ветром на расстояние до одной мили. Масса плодов *гирокарпуса американского* (Gyrocarpus americanus) сдувается в реки и моря и переносится морскими течениями на большие расстояния. Плоды с обломанными крыльями могут плавать по крайней мере два месяца без потери семенами всхожести. Губчатая семенная кожура обеспечивает плавучесть. У иллигеры веретеновидные плоды снабжены 2—4 широкими боковыми крыльями длиной до 4,5 см, образованными разрастающимися ребрами завязи, причем 2 из них крупные, а остальные намного у́же (рис. 80). У видов спараттантелиума плоды серебристо-белые или желтоватые (редко черно-бурые), длиной 1,1—2,9 см, лишены крыльев (рис. 80).

Семена без эндосперма, с крупными сочными семядолями; они мясистые, гладкие или руминированные у подсемейства эрнандиевых, листовидные и свернутые у подсемейства гирокарповых (рис. 80).

Род эрнандия включает около 25 видов, распространенных в тропической Африке, на островах Индийского океана, в Южной и Юго-Восточной Азии (на север до Тайваня и островов Рюкю и Бонин), в Меланезии, Северо-Восточной Австралии и тропической Америке (карта 8). Большинство видов произрастает в тропических низинных и горных влажных лесах, обычно не выше 700 м, во внутренних районах иногда поднимается до 1500 м над уровнем моря; некоторые виды приурочены к морским побережьям. К их числу принадлежит *эрнандия кувшинколистная* (Hernandia nymphaeifolia) — дерево высотой до 20 м, с крупными щитовидными листьями на длинных черешках, которое можно встретить на песчаных пляжах, на коралловых известняках, особенно в зоне баррингтонии (Barringtonia), редко в лесах вблизи моря — от Полинезии до Восточной Африки (рис. 80). Из-за его черных плодов в белых или зеленоватых купулах это растение называют «Джек в коробке». Сочные купулы вместе с плодами поедают летучие мыши. Плоды распространяются также морскими течениями. Купула и мезокарпий обычно разрушаются при плавании. Однако плавучесть обеспечивается рыхлой, содержащей воздух семенной кожурой. Плоды плавают довольно долго, по крайней мере 68 суток, но сколько времени семена сохраняют всхожесть, не установлено. Это растение было обнаружено на острове Кракатау уже через 3 года после сильнейшего извержения вулкана в 1883 г., уничтожившего всю растительность. *Эрнандия Вуарона* (H. voyronii), один из наиболее примитивных видов этого рода,— растение сезонных лесов Мадагаскара. Деревья высотой до 20 м, с очень ароматной корой, древесиной и плодами, при наступлении сухого сезона сбрасывают листья. Растение цветет и плодоносит в безлистном состоянии. Особенный вид плодам придают два крупных неравных разрастающихся прицветничка, окружающих крупный плод (длиной до 12 см). Местные жители называют это растение «газомаланой» или «газомалангой», и оно выделяется иногда в отдельный монотипный род газомалания (Hazomalania). Древесина очень легкая, устойчивая к термитам, легко поддается обработке, одна из ценнейших на Мадагаскаре; ее используют для изготовления досок, мебели, весел, а также пирог, которые туземцы выдалбливают из единого ствола. Газомаланга считалась исключительной собственностью древних вождей племени сакалава, и только с их разрешения туземцы могли срубить дерево

и построить пирогу. Древесина применялась для гробов усопших вождей племени и в погребальных обрядах.

Легкая и мягкая древесина других видов эрнандии (H. nymphaeifolia, H. sonora) используется для изготовления каноэ, мебели, музыкальных инструментов, деревянной обуви. Кора эрнандий содержит алкалоиды. Некоторые виды применяются в народной медицине. Из-за красоты листвы эрнандия кувшинколистная культивируется как декоративное растение.

Род иллигера состоит примерно из 30 видов. Большинство их произрастает в тропических и отчасти субтропических областях Азии — от островов Рюкю (Нансей) и Южного Китая до Новой Гвинеи, 2 вида известны в тропической Африке и 1 — на Мадагаскаре. Это растения влажных и сухих лесов, редколесий и саванн, кустарниковых зарослей. Иногда они поднимаются в горы до 3300 м над уровнем моря (Illigera cordata в Юньнани).

Род гирокарпус насчитывает 3 вида. *Гирокарпус хабабский* (Gyrocarpus hababensis) ограничен Восточной Африкой и встречается в пустынных областях Эритреи. *Гирокарпус ятрофилистный* (G. jatrophifolius) растет в Центральной Америке (от Мексики до Коста-Рики) во влажных и сухих лесах, а также в колючих зарослях кактусов, поднимаясь до 1800 м над уровнем моря. Гирокарпус американский с 8 подвидами, распространенный в тропиках обоих полушарий, произрастает как на морских побережьях, так и в удаленных от моря районах в сухих лесах и в ксерофитных формациях (рис. 80). В Мали он встречается на скалах, защищенных от пожаров. Один из мадагаскарских подвидов (subsp. capuronianus), бутылочное дерево со вздутым стволом, растет в сухом тропическом лесу из адансонии (Adansonia fony, семейство бомбаксовых) и дидиереи (Didierea madagascariensis, семейство дидиерeевых); своеобразный облик лесу придает обилие бутылочных деревьев (Adansonia и др.). В Австралии гирокарпус встречается в сухом полувечнозеленом лесу, образуемом бутылочными деревьями брахихитона (Brachychiton, семейство стеркулиевых) и другими растениями. Древесина гирокарпуса американского используется для постройки катамаранов и плотов.

Род спараттантелиум с 15 видами эндемичен для тропической Америки. Он распространен от Мексики до Бразилии, встречается во влажных и сухих лесах, на опушках леса, в кустарниковых зарослях, во вторичных лесах, а также в саваннах засушливых районов Центральной Бразилии и Боливии.

ПОРЯДОК ПЕРЦЕВЫЕ (PIPERALES)

СЕМЕЙСТВО САВРУРОВЫЕ (SAURURACEAE)

Это небольшое семейство с 4 родами и всего лишь с 6 видами. Оно распространено в Азии (от Гималаев до Японии, островов Тайвань и Ява) и в Америке (приатлантические штаты Северной Америки и в Мексике). Самым примитивным родом в семействе является *саврурус* (Saururus), состоящий из 2 видов, один из которых распространен в Восточной Азии, на острове Тайвань, на Филиппинах и в Индокитае, а другой — на востоке Северной Америки. Латинское название этого рода, данное Карлом Линнеем, в буквальном переводе означает «ящерохвост». И в самом деле, узкие, заостренные кверху соцветия саврууса напоминают хвост ящерицы. Очень близкий род *гимнотека* (Gymnotheca), также содержащий только 2 вида, распространен в континентальном Китае. Монотипные роды *хауттюйния* (Houttuynia) и *анемопсис* (Anemopsis) распространены первый от Гималаев до Японии, островов Рюкю (Нансей), Тайвань и Ява, а второй — на юго-западе США и в Мексике.

Большинство савруровых — многолетние ароматические корневищные травы, растущие на болотах, мелководьях, вдоль рек или в иных сильно увлажненных тенистых местах; некоторые виды, например *хауттюйния сердцевидная* (Houttuynia cordata, табл. 14), поднимаются в горы. Листья у савруровых очередные, черешковые, простые, цельные, с дуговидным или перистым жилкованием, с прилистниками, приросшими к черешку (у саврууса и гимнотеки). В отличие от видов семейства перцевых, проводящие пучки в стебле савруровых расположены кольцевидно. Членики сосудов с лестничной перфорацией, со многими перекладинами и лестничной или промежуточной боковой поровостью. Цветки невзрачные, мелкие, обычно обоеполые, без околоцветника, но с прицветниками, собранные в более или менее густые колосовидные или кистевидные соцветия. У хауттюйнии и анемопсиса густое колосовидное соцветие подпирается лепестковидными прицветниками, образующими венчиковидное покрывало, отчего соцветие, особенно анемопсиса, похоже на отдельный цветок, как у сложноцветных. На длинных тонких тычиночных нитях, свободных или приросших к завязи, сидят крупные, продольно вскрывающиеся интрорзные пыльники. Тычинок большей частью 6, в 2 чередую-

щихся кругах, но иногда их 8, 5 или только 3 (хауттюйния). Пыльцевые зерна однобороздные, гладкие. Плодолистиков большей частью 3—4 (иногда 5), у рода саврурус плодолистики почти свободные (сросшиеся только у основания), но у других родов они образуют паракарпный гинецей; столбики свободные, с низбегающим рыльцем; завязь одногнездная; как завязь, так и столбик частично еще открытые. Семязачатков (1) 2—4 (у саврyруса) или 6—8 (иногда до 10) у других родов.

Плод — многосемянная мясистая коробочка, вскрывающаяся верхушечным округлым отверстием или (у саврyруса) плод состоит из невскрывающихся, слегка мясистых и сросшихся у основания односемянных плодиков. Зародышевый мешок обычно развивается нормально, но для рода хауттюйния отмечена апогаметия, т. е. развитие зародыша нового растения не из оплодотворенной яйцеклетки, а из других клеток женского гаметофита.

Представители савруровых интенсивно размножаются вегетативно с помощью корневищ. Опыляются ветром, а виды с яркоокрашенными прицветниками, по-видимому, насекомыми.

Среди савруровых нет экономически важных растений. Однако листья и побеги хауттюйнии в ряде стран (Непал, Китай, Вьетнам и др.) употребляют как овощи, и местами растение культивируют, а в Европе этот вид и виды саврyруса разводят как аквариумные растения. Кроме того, хауттюйния и *саврурус китайский* (Saururus chinensis) находят применение в китайской медицине, а корни *саврyруса поникшего* (S. cernuus) — в гомеопатии. Однако чаще всего человек встречается с савруровыми как с сорняками, прежде всего на плантациях чая, затем в бамбуковых рощах и в других местах. На влажных местах побережий Западного Закавказья, особенно в районе чайных плантаций, встречается хауттюйния сердцевидная, занесенная из Китая.

СЕМЕЙСТВО ПЕРЦЕВЫЕ (PIPERACEAE)

В этом большом и по преимуществу тропическом семействе 8—10 родов и около 3000 видов. Южная Америка и Юго-Восточная Азия — два основных центра современного развития и распространения перцевых; при этом два рода — *перец* (Piper) и *пеперомия* (Peperomia) — охватывают подавляющее большинство видов семейства, остальные роды включают небольшое число видов или они монотипные. Видов рода перец особенно много в тропиках Южной Америки и Индии; они проникают в Восточную Азию до Японии (остров Хонсю) и Южной Кореи (Piper kadzura); немногие перцы встречаются и в Африке. Виды рода пеперомия по преимуществу тоже тропические и южноамериканские, но часть из них встречается вне тропиков. *Пеперомия японская* (Peperomia japonica) произрастает на островах Кюсю и Сикоку; кроме того, некоторые виды пеперомии обладают очень широким ареалом, встречаясь как в Новом, так и в Старом Свете.

Перцевые — прямостоячие или вьющиеся многолетние или однолетние травы, а также кустарники и лианы и лишь иногда небольшие деревья. Листья очередные или реже супротивные, иногда (у видов пеперомии) ложномутовчатые, простые, цельные, с перистым или дуговидным жилкованием, часто мясистые и с выраженной водозапасающей тканью; тем самым они по виду и отчасти по строению напоминают листья суккулентных растений засушливых областей. Прилистники, если имеются, приросли к черешку.

Стебли в узлах часто утолщенные, но особенно интересно анатомическое строение стеблей многих перцевых. У них проводящие пучки расположены разбросанно и не образуют характерного для двудольных кольца пучков. Такое расположение пучков присуще однодольным растениям. Однако пучки эти не закрытые, а открытые (в отличие от пучков однодольных), т. е. содержат функционирующий камбий. Членики сосудов преимущественно с простой перфорацией, хотя имеется и некоторая тенденция к лестничной; поровость боковых стенок очередная.

Цветки у перцевых мелкие, невзрачные, обоеполые или реже однополые, обычно без околоцветника, сидят в пазухах небольших, большей частью щитовидных прицветников и собраны в кистевидные и колосовидные соцветия (или початковидные, когда стержень колоса заметно утолщен). Цветки перцевых 3-членные, но вследствие редукции, расщепления и других процессов конкретное число членов цветка может быть различно. Так, двухкруговой андроцей может быть представлен 10 тычинками, или, наоборот, число их может быть уменьшено до двух или даже до одной; нити тычинок обычно свободные, пыльники экстрорзные. Пыльцевые зерна однобороздные или безапертурные (у Peperomioideae).

Гинецей псевдомономерный, с числом плодолистиков от 2 до 5, хотя исходным типом, как показывают специальные исследования, был, видимо, 3-членный. Завязь верхняя, одногнездная, с 1—6 рыльцами и с одним суббазальным семязачатком. Плоды ягодообразные или костянкообразные.

Род пеперомия вместе с тремя близкими к нему небольшими вестиндскими родами во

многих отношениях отличается от большого пантропического рода перец (около 2000 видов) и стоящих близко к нему пантропического же рода *потоморфе* (Pothomorphe, 10 видов) и южноамериканских родов *оттония* (Ottonia, около 70 видов) и *трианеопипер* (Trianaeopiper, 18 видов). Различия эти сводятся к следующему. Перец и близкие к нему роды представляют собой большей частью наземные полукустарники, кустарники, лианы или редко небольшие деревья с листьями большей частью очередными, плотными и кожистыми, снабженными прилистниками и без многослойной эпидермы. Цветки обоеполые или однополые. Тычинок 2—10, пыльники свободные, пыльцевые зерна однобороздные. Столбиков 2—5. Семязачатки битегмальные. Зародышевый мешок 8-клеточный. Плоды ягодообразные и эндозоохорные. С другой стороны, пеперомия и близкие к ней роды представляют собой большей частью эпифиты или скальные растения, реже — наземные полукустарники либо многолетние или однолетние травы. Листья очередные, супротивные или ложномутовчатые, часто суккулентные, лишенные прилистников, с многослойной эпидермой (с водозапасающей гиподермой). Цветки всегда обоеполые. Тычинок 2, пыльники слившиеся, пыльцевые зерна безапертурные. Столбик 1 (редко 2), часто нитевидный. Семязачатки унитегмальные. Зародышевый мешок 16-клеточный (так называемый зародышевый мешок типа пеперомии). Плоды костянковидные, с тонким слизистым околоплодником, эпизоохорные. Различия эти столь значительны, что некоторые систематики считают эти две группы отдельными семействами. Однако, вероятно, более прав американский ботаник Р. Торн (1974), который рассматривает их как два подсемейства — перцовые (Piperoideae) и пеперомиевые (Peperomioideae).

Перцевые чаще всего растут в сырых тенистых местах — по берегам рек, в лесах и на влажных скалах. В нижнем ярусе нередки травянистые перцевые, а также более или менее деревянистые лианы, цепляющиеся с помощью придаточных корней за соседние растения. На деревьях, часто высоко над землей, встречаются эпифитные перцевые; интересны, в частности, эпифиты рода пеперомия, которые в Чили поселяются на деревьях в лесах пояса туманов. Перцевые, особенно субтропические, обитают не только в лесах, но и в относительно сухих условиях — на солнечных склонах и в расселинах скал. Известны пеперомии, растущие даже в пустыне, хотя и в районах с оазисами туманов, например чилийско-перуанская *пеперомия хрустальная* (Peperomia crystallina).

У обитающих в тропических лесах перцевых опыление и плодоношение происходит почти

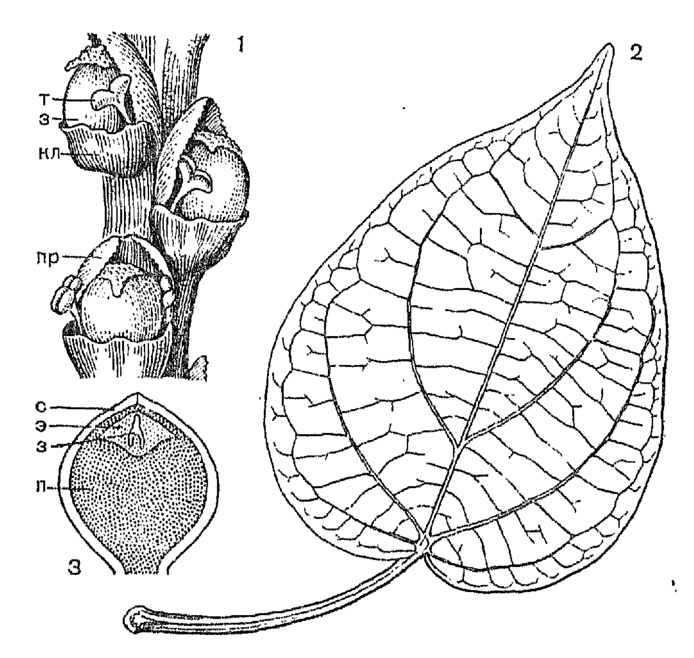


Рис. 81. Перец черный (Piper nigrum):
1 — фрагмент соцветия с тремя цветками (*т* — тычинка, *з* — завязь, *кл* — кроющий лист, *пр* — прицветники); *2* — лист; *3* — продольный разрез семени (*с* — семенная кожура, *э* — эндосперм, *з* — зародыш, *п* — перисперм).

круглый год. В опылении, видимо, участвуют самые различные агенты: ветер, вода (муссонные дожди), насекомые различных видов; кроме того, возможно и самоопыление. В распространении плодов принимают участие птицы, летучие мыши и другие животные; имеет место, по-видимому, и мирмекохория. Муравьи не только распространяют плоды, но по крайней мере в одном случае, а именно у *перца мирмекофильного* (Piper myrmecophyllum), произрастающего на Филиппинах, у основания пластинки листа имеется так называемый «муравьиный мешок», в котором муравьи поселяются.

Во флорах тропических стран перцевые играют заметную роль в сложении растительных сообществ. Велика и экономическая роль представителей этого семейства, многие из которых известны с глубокой древности. Всем хорошо знакомы пряные перцевые, особенно черный перец, содержащий большое количество эфирных масел. Пряные перцы высоко ценились во все времена. Стремление получать черный перец в большом количестве имело определённое значение (наряду с добычей других пряностей) в открытии европейцами морских путей в Индию и в истории других географических открытий, а также в колонизации стран Юго-Восточной Азии и в истории пиратства и корсарства. Наибольшей известностью пользуется *перец черный* (Piper nigrum) — лазящий кус-

тарник Восточных и Западных Гат (Индия), широко культивируемый в тропических странах (рис. 81). Как пряную острую приправу используют и листья *перца узколистного*, или *матико* (P. angustifolium), и плоды индийского *перца длинного* (P. longum), культивируемого в Индии и на острове Шри-Ланка и некогда ценимого римлянами даже больше, чем черный перец, а также листья и плоды малезийского *перца бетеля* (P. betle), употребляемые жителями тропических стран для жевания. В нарезанные полосками свежие листья перца бетеля, намазанные изнутри негашеной известью, заворачивают красный плод пальмы ареки (Areca catechu) и все это вместе жуют. При этом зубы чернеют и десны окрашиваются в красно-бурый цвет. Листья и корни одного полинезийского вида (P. methysticum) используют на тихоокеанских островах при приготовлении дурманящего безалкогольного напитка «кава». Действие «кавы» (или, как его еще называют, «авы», «ягоны») сходно с действием наркотика. Раньше этот напиток употреблялся только при ритуальных обрядах. Некоторые виды перца содержат алкалоиды, которые применяют в медицине и пищевой промышленности. Индийскую *кубебу* (Piper cubeba) культивируют для этой цели. Отдельные виды перца разводят в тропиках Западной Африки как пряность. В Африке пантропический сорняк *пеперомию прозрачную* (Peperomia pellucida) культивируют как овощ и для медицинских целей. Некоторые виды пеперомии и перца разводят для декоративных целей.

ПОРЯДОК КИРКАЗОНОВЫЕ (ARISTOLOCHIALES)

СЕМЕЙСТВО КИРКАЗОНОВЫЕ (ARISTOLOCHIACEAE)

Среди кирказоновых преобладают тропические и субтропические растения и только несколько видов доходят до умеренных широт. Встречаются они на всех континентах, кроме Австралии. Всего в семействе 7 родов и, вероятно, около 450 видов (по мнению некоторых авторов — до 600). Большинство из них — вьющиеся кустарники (лианы), иногда достигающие высоты 10 м и более, или многолетние травы. Реже встречаются прямостоячие кустарники и кустарнички. Листья очередные, цельные и часто сердцевидные, реже 3—5-лопастные, иногда прозрачно-точечные, без прилистников. В паренхимных тканях листьев и стеблей встречаются сферические секреторные клетки. Цветки одиночные или реже собраны в кистевидные или верхоцветные соцветия, обоеполые, актиноморфные или зигоморфные (*кирказон* — Aristolochia и монотипный бразильский род *голостилис* — Holostylis), обычно 3-членные, как правило, отличаются своеобразной окраской околоцветника, имитирующей цвет разлагающегося мяса, и неприятным запахом падали или гниющего табака. Чашечка сростнолистная, 3-лопастная, иногда увеличенная и лепестковидная, выполняет функцию обычно отсутствующих лепестков (рис. 82). Хорошо развитые лепестки имеются только у монотипного китайского рода *сарума* (Saruma), а рудименты их можно наблюдать и у *копытня канадского* (Asarum canadense). Тычинок 3—6, чаще всего 6, в 1 или 2 кругах; нити тычинок свободные или сросшиеся со столбиком в колонку — так называемый гиностемий (от греч. gyne — женщина и stemon — ткацкая основа, ткань); пыльники свободные или приросшие к столбику, нередко с надсвязником, большей частью экстрорзные. Пыльцевые зерна однобороздные (сарума), безапертурные, многобороздные или многопоровые (последние два типа только у видов копытня). Гинецей из 4—6 плодолистиков, полуапокарпный (только у рода сарума) или ценокарпный, с толстым коротким столбиком и звездчатым рыльцем; завязь нижняя или редко полунижняя (у рода сарума и некоторых видов копытня), 4—6-гнездная или с неполными перегородками, с многочисленными семязачатками.

Цветки кирказоновых дихогамные. Сначала созревают рыльца, а затем начинают раскрываться пыльники, что практически исключает самоопыление. После опыления из завязи развивается плод-коробочка (как у кирказона) или односемянный и нераскрывающийся плод (как у монотипного парагвайского рода *эвглифа* — Euglypha), или более редко полуапокарпная многолистовка (как у рода сарума). Семена с обильным эндоспермом и очень маленьким зародышем.

Своеобразная окраска околоцветника, запах падали и свойственный некоторым цветкам зигоморфизм указывают на опыление кирказоновых определенным типом насекомых. Особенно интересен процесс опыления у кирказонов, успешному проведению которого способствует остроумное устройство цветка. Вздутые при основании трубчатые цветки с зигоморфным или почти правильным воронковидным отгибом привлекают целые рои мух, жуков и других насекомых, питающихся падалью, не только запахом, но и окраской. Коричнево-

пурпуровый или зеленовато-желтый отгиб, испещренный светлыми или фиолетовыми и красно-бурыми пятнами и жилками, создает эффект гниющего мяса. В начале цветения, когда созревают рыльца, зев цветка с удобной посадочной площадкой в виде широкого языка или оси-насеста широко открыт и насекомые свободно заползают внутрь цветочной трубки (рис. 82). При внимательном рассмотрении видно, что вся поверхность ее покрыта жесткими, косо внутрь направленными волосками. Достигнув раздутого дна цветка, где находятся тычинки и гинецей, насекомые оказываются в ловушке, путь назад закрыт ощетинившимися волосками. В беспокойстве бегая в поисках выхода, они неизбежно задевают рыльце, стряхивая на него принесенную ими пыльцу. Только после того, как созреют и лопнут пыльники, обсыпав пыльцой беспорядочно снующих насекомых, начинают вянуть и опадать державшие их в плену волоски, освобождая выход из ловушки. В дальнейшем увядающий отгиб околоцветника, наклоняясь вниз, закрывает ненужный теперь вход в цветочную трубку. Нагруженные пыльцой насекомые устремляются наружу. Вырвавшись на свободу, они заползают в более молодые, только что распустившиеся цветки.

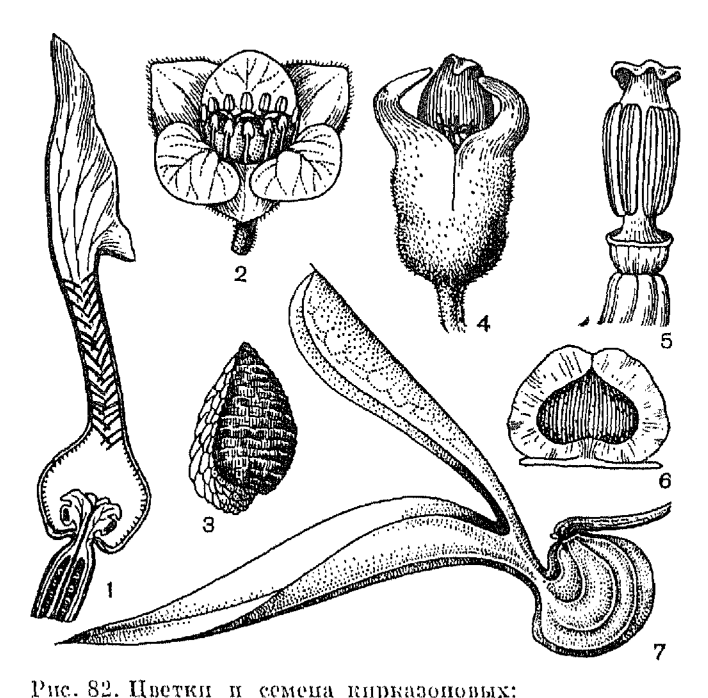


Рис. 82. Цветки и семена кирказоновых:

1 — продольный разрез цветка кирказона ломоносовидного (Aristolochia clematitis), видны волоски, покрывающие внутреннюю поверхность цветочной трубки; *2* — цветок сарумы Генри (Saruma henryi); *3* — семя копытня европейского (Asarum europaeum), виден мясистый придаток; *4* — цветок того же растения; *5* — гиностемий голостилиса почковидного (Holostylis reniformis); *6* — семя кирказона двуцветного (Aristolochia bicolor); *7* — цветок кирказона бразильского (A. brasiliensis).

У некоторых кирказонов цветки устроены еще более сложно. Так, у двух южноамериканских видов — *кирказона Линднера* (A. lindneri) и *кирказона крупноцветкового* (A. grandiflora) — цветки с большим отгибом, переходящим в длинный хвостообразный придаток (длиной до 20 см у кирказона крупноцветкового), кроме ловушки, имеют еще дополнительную камеру, так называемую «тюрьму» (рис. 83). Эта камера, в глубине которой располагаются репродуктивные органы, соединена с ловушкой узким воронкообразным входом. Специфическая окраска внутренних частей цветка и своеобразное устройство выростов, покрывающих стенки ловушки, способствуют более успешному опылению. Как правило, ловушка окрашена намного темнее, чем «тюрьма». Так, у кирказона Линднера она темно-пурпурного цвета, а «тюрьма» гораздо светлее. Темный цвет в «тюрьме» концентрируется только на сáмом дне, оттеняя по контрасту белое пятно, окружающее гиностемий. Стенки ловушки покрыты вниз направленными волосками и сосочками, выделяющими слизь. Насекомые, привлеченные запахом, заползают внутрь околоцветника и, не удержавшись, соскальзывают на дно цветка. Цветки кирказона Линднера недолговечны: открываясь утром, они уже в середине дня начинают увядать, закрывая сморщенным околоцветником вход в цветок. Опыление происходит в первый же день. На второй день оплодотворенные рыльца изгибаются таким образом, что на них не может попасть пыльца. К этому моменту начинают лопаться пыльники и обсыпают насекомых новой порцией свежей пыльцы. Тогда же начинают увядать и волоски, закрывающие выход из ловушки, а окраска ее стенок заметно светлеет. Насекомые, устремляясь к свету, заползают сначала в ловушку, а оттуда далее и покидают цветок.

У кирказона крупноцветкового ловушка более сложной, U-образной формы, снабжена особо устроенными волосками. Вздутое основание позволяет им отклоняться только в одну сторону. В первой половине ловушки они отклоняются вниз, заставляя насекомых соскальзывать на дно, а во второй расположены наоборот и не препятствуют им карабкаться наверх к входу в более светлую «тюрьму».

Опыляются кирказоны мухами, жуками и комарами. Как наблюдалось, наиболее часто цветки кирказона Линднера посещают муравьевидки (Sepsidae), а в цветках кирказона крупноцветкового и ряда других видов откладывают яйца представители семейства настоящих мух (Muscidae), размеры которых не превышают 4—5 мм. В опылении их могут принимать участие и бабочки. Например, с ра-

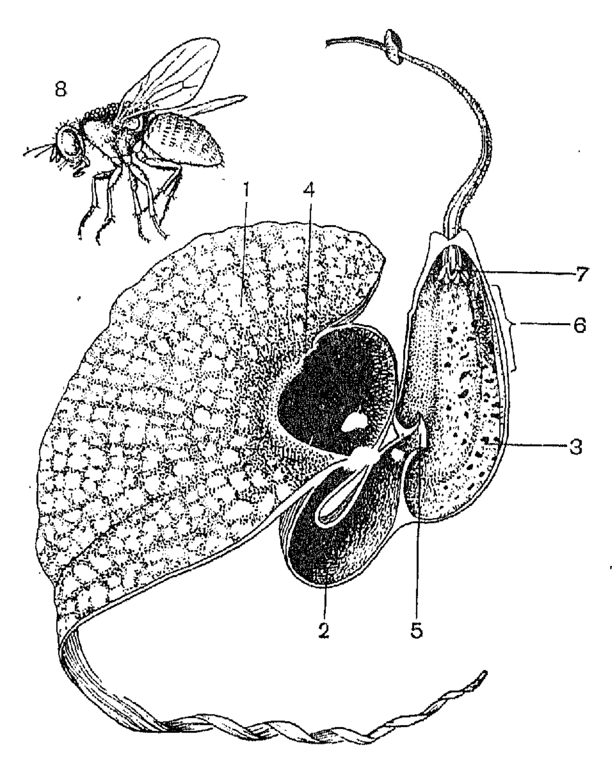


Рис. 83. Продольный разрез цветка кирказона крупноцветкового (Aristolochia grandiflora):

1 — отгиб; 2 — ловушка; 3 — «тюрьма»; 4 — вход в ловушку; 5 — вход в «тюрьму»; 6 — нектарники; 7 — рыльца; 8 — муха-цветочница (Anthomyidae) с пыльцой на спинке.

стущим в Приморье (на Дальнем Востоке) *кирказоном маньчжурским* (A. manshuriensis) связано распространение одного из реликтовых видов бабочек.

Семена кирказоновых часто имеют специальные приспособления для распространения. Так, у видов копытня они снабжены мясистым, сочным придатком, охотно поедаемым муравьями (рис. 82), а у *кирказона ломоносовидного* (A. clematitis), растущего на заливных лугах и в пойменных лесах, семя окружено поясом из легкой пробковой ткани, позволяющей ему, не теряя всхожести, долгое время держаться на воде. У других видов кирказона легкие плоские семена снабжены крыльями и распространяются ветром.

Самый многочисленный в семействе род кирказон, по имени которого названо семейство, насчитывает около 350 (по мнению некоторых авторов — до 500) видов. Большинство кирказонов растет в тропических областях Америки, Африки и Азии и только несколько видов встречается в умеренных зонах. Многие кирказоны очень декоративны и высоко ценятся как парковые и оранжерейные растения. В культуре они неприхотливы и не выносят только прямого солнечного света. Их красивая, густая зелень, нередко сохраняющая цвет до глубокой осени, особенно хороша для украшения стен домов и веранд, для завивки шпалер и трельяжей. Классическая форма листьев кирказонов нашла отражение и в архитектуре. Наряду с листьями плюща и винограда они служили сюжетом для готических орнаментов. Богатому наряду листьев необычайную привлекательность придают цветки оригинальной формы и окраски. Наиболее причудливы они у тропических видов, напоминая то каких-то диковинных птиц, то трубы старомодных граммофонов, то самой разнообразной формы кувшины и т. п. Некоторые из них достигают огромных размеров. Так, гигантские трубы кирказона крупноцветкового вырастают до 33 см в длину и достигают в диаметре 27 см (рис. 83). Дети охотно играют с ними, надевая их на голову вместо шлема.

Довольно часто в садах и оранжереях выращивается североамериканский вид *кирказон крупнолистный* (A. macrophylla) с крупными, диаметром до 30 см, листьями и небольшими, изогнутыми в виде старинной трубки для курения табака цветками. За форму цветка его называли раньше *кирказоном трубочным* (A. sipho). Впервые завезенное в Европу в конце XVIII столетия, это растение уже в начале XIX в. проникло в Россию. Сейчас кирказон крупнолистный нередко можно встретить на Украине и в Белоруссии, в Латвии и Литве, в Эстонии и других районах СССР. Растет он и в Ленинграде, где цветет с начала июня до середины июля. Прекрасный экземпляр этого растения, посаженный еще в конце предыдущего столетия, можно видеть в пригороде Ленинграда — у одной из стен Китайского дворца в Верхнем парке города Ломоносова.

Красивая арка из кирказона маньчжурского, чьи цветки по форме напоминают цветки кирказона крупнолистного, украшает один из входов в Ботанический сад АН СССР в Ленинграде. Этот вид, единственный из 7 дикорастущих видов в нашей стране, представляет собой деревянистую лиану. Нередко в оранжереях можно встретить и изящную лиану — *кирказон элегантный* (A. elegans, табл. 14), получивший название ситцевого цветка за своеобразную окраску околоцветника, напоминающую рисунок старинной ткани.

В семенах и листьях кирказонов содержится ядовитый алкалоид аристолохин, имеющий медицинское значение. Целебные свойства этих растений были известны с давних времен, о чем говорит их родовое название: «аристолохия» в переводе с греческого значит «наилучше разрешающий при родах». За свойство свежих листьев кирказона маньчжурского заживлять раны его называют в народе еще

и ранником. Растение целиком ядовито. Известно, что у коров, отравившихся кирказоном, молоко приобретает красноватый цвет и неприятный привкус. К счастью, запах самого растения отпугивает животных и случаи отравления им редки. В прежние годы настойки и мази из кирказона широко использовались в народной медицине. Корни многих кирказонов служат противоядием от змеиных укусов. Наиболее известен знаменитый *змеиный корень* из Вирджинии в США (A. serpentaria). О подобном свойстве корней малоазиатского *кирказона бледного* (A. pallida) упоминал еще Теофраст.

Представитель второго по объему рода кирказоновых — рода копытень, насчитывающего не менее 70 видов,— наш обычный *копытень европейский* (Asarum europaeum), довольно часто встречается в лиственных лесах. Ранней весной среди побуревшей прошлогодней листвы бросаются в глаза его перезимовавшие темнозеленые кожистые листья, оригинальной форме которых это растение обязано своим названием. За легкий пряный аромат свежерастертых листьев его называют в народе лесным перцем, а англичане зовут диким имбирем. Буроватый, похожий на ползущего червя стебель копытня прячется среди травы и опавших листьев. Позднее на конце его вырастают два нежнозеленых супротивных листочка с длинными черешками. Между ними почти у самой земли находится цветочная почка. Она закладывается еще осенью и зимует под слоем старой листвы. Весной из нее развивается небольшой коричнево-красный мясистый цветок. Копытни — очень типичные мирмекохорные растения, прекрасно приспособившиеся к распространению муравьями. Цветут они очень рано и ко времени выкармливания муравьями личинок уже осыпают на землю семена, снабженные мясистым белым придатком (рис. 82). Привлеченные этим лакомством, муравьи растаскивают их по всему лесу, нередко роняя по пути к муравейнику. Интересно отметить, что муравьи съедают только придаток, не трогая само семя. Об этом говорят многочисленные находки семян с обгрызенными придатками.

Трудно себе представить, что маленькие копытни с их столь невзрачными цветками— родственники великолепных кирказонов. Однако при внимательном рассмотрении становится ясным их близкое родство, подчеркиваемое общим планом строения цветка, наличием гиностемиев и т. п. Так же как и кирказоны, копытни приспособились к перекрестному опылению. При распускании чашелистики чуть-чуть отходят друг от друга, оставаясь соединенными верхушками. Через образовавшиеся между ними три продольные щели мелкие насекомые свободно и легко проникают в глубь цветка. При этом они неизбежно задевают расположенные прямо под щелями и созревшие к этому времени рыльца и стряхивают на них принесенную с других растений пыльцу. Позднее, когда полностью раскрывается чашечка, отогнутые до сих пор вниз тычинки выпрямляются и, располагаясь между лопастями рыльца, выставляют наружу лопающиеся пыльники. Для защиты опыленного рыльца от ненужных теперь насекомых на тычинках имеется своеобразное приспособление: в виде длинных крючковатых выростов, закрывающих его как бы живой изгородью.

Копытни — известные лекарственные растения, находившие в прежние времена большее применение, чем сейчас. Разные части их широко использовались в народной медицине. Находил применение копытень европейский и в табачной промышленности: его ароматные корни добавляли в некоторые сорта табака. Копытни служили источником светло-бурой краски. В Китае особой известностью пользовался *копытень Зибольда* (A. sieboldii), получивший за свои лечебные свойства название дикого, или горного, женьшеня. Отвар из листьев и стеблей *копытня канадского* (A. canadense) использовался для лекарственных целей американскими индейцами, а его сухие стебли служили заменой перца.

ПОРЯДОК РАФФЛЕЗИЕВЫЕ (RAFFLESIALES)

СЕМЕЙСТВО ГИДНОРОВЫЕ (HYDNORACEAE)

Семейство включает два весьма своеобразных рода древних паразитных растений — *гиднора* (Hydnora) и *прозопанхе* (Prosopanche). Род гиднора объединяет 12 видов и распространен в южных и восточных областях Африки и на Мадагаскаре. Представители рода паразитируют на корнях самых разных растений, таких, как акация, молочай, котиледон, парнолистник, альбиция, адансония и кигелия. В то же время *гиднора африканская* (Hydnora africana) предпочитает в качестве растений-хозяев виды молочая, а *гиднора Солмса* (H. solmsiana) — виды акации. Род прозопанхе (6 видов) — эндемик пампасов Южной Америки (Аргентина, Парагвай). *Прозопанхе американская* (Prosopanche americana) предпочитает паразитировать исключительно на корнях пред-

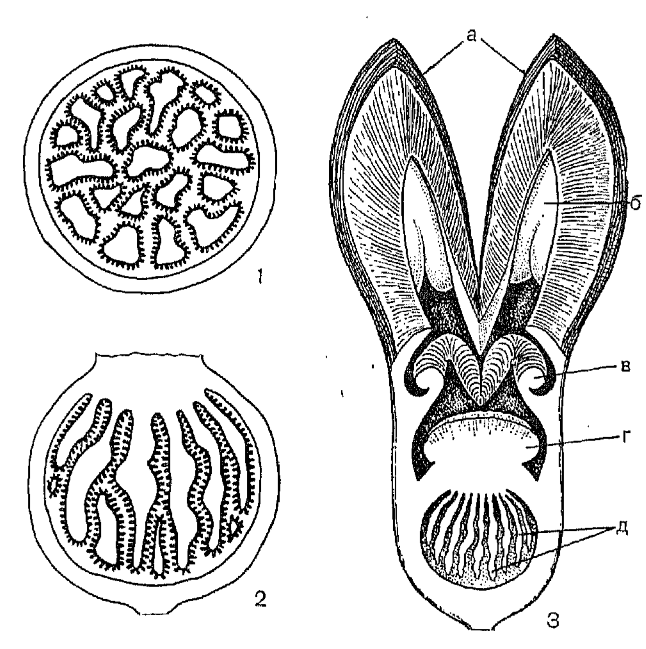


Рис. 84. Строение цветка гидноры африканской (Hydnora africana):

1 — поперечный медианный разрез завязи; *2* — продольный медианный разрез завязи; *3* — цветок с удаленной долей околоцветника и частью андроцея (*а* — доли околоцветника, *б* — питательная ткань, привлекающая припочвенных животных, *в* — андроцей, *г* — рыльце, *д* — плаценты в полости завязи).

ставителей бобовых (особенно на корнях видов рода прозопис — Prosopis, откуда и пошло название рода). Другие виды этого рода могут паразитировать на корнях представителей разных семейств.

Одна из характерных особенностей гидноровых, отличающая их от видов семейства раффлезиевых, состоит в том, что они живут и развиваются вне растений-хозяев (экстраматрикально), получая от них питательные вещества лишь при посредстве присосок (гаусториев). В месте внедрения проростка паразита ткань корня растения-хозяина значительно разрастается, создавая большие возможности для извлечения паразитом питательных веществ. В прилегающих к пораженному корню тканях проростка паразита возникают довольно многочисленные корневищеподобные образования, которые, в отличие от настоящих корневищ, не являются членистыми, имеют чехликоподобную ткань, защищающую их точку роста, и поэтому считаются особым типом специализированных корней. Эти образования были названы направляющими корнями (по-английски pilot roots). Другое, более нейтральное название этого своеобразного органа — ризоматоид. Эти корни распространяются в почве горизонтально в разных направлениях и служат для поиска корней новых растений-хозяев, а также питающей базой для цветков. От них же, возникая эндогенно, отходят особого вида короткие, неветвящиеся корешки, которые образуют новые присоски, если им удается войти в соприкосновение с корнями растения-хозяина.

В разных участках направляющих корней, обычно вблизи гаусториальных контактов, появляются цветки. Гидноровые совершенно лишены листьев, даже рудиментарных. Цветочные почки возникают эндогенно и растут в направлении поверхности почвы, где и раскрываются, возвышаясь над почвой не более чем на длину околоцветника (табл. 15).

Цветки гидноровых довольно большие, одиночные, почти сидячие, обоеполые, безлепестные. Чашечка очень толстая, мясистая, сростнолистная, 3—4 (5)-лопастная, створчатая (рис. 84). Тычинки в одинаковом числе с чашелистиками и супротивные им, сросшиеся в толстую выемчато-кольцевую или яйцевидную структуру, называемую синандрием. У гиднора сложный кольцевидный синандрий срастается с трубкой чашечки (рис. 84). При этом в средней части долей чашечки синандрий шире, а между долями он становится у́же. Кольцо несет многочисленные тесно сидящие продолговатые гнезда пыльников, расположенные парами в радиальном направлении. У некоторых видов гиднора кольцо почти прерывистое. У прозопанхе три тычинки срослись в яйцевидный колпачок, который почти закрывает проход вниз к рыльцам. У прозопанхе, кроме того, между андроцеем и гинецеем расположены 3 стаминодия, чередующихся с тычинками. Стаминодии служат для привлечения жуков, опыляющих цветки.

Гнезда пыльников вскрываются продольными щелями. Пыльцевые зерна однобороздные (гиднора) или 2—3-бороздные (прозопанхе), гладкие (табл. 21).

Гинецей состоит из 3 плодолистиков, рыльце сидячее. У гиднора рыльце в виде плоской, слегка лопастной подушки, а у прозопанхе рыльцевая поверхность почти не отграничена от верхней поверхности завязи. Завязь одногнездная, по внутреннему строению различная у обоих родов. У гиднора большое число плацент свисает с верхушки полости завязи, у прозопанхе париетальные, радиально расположенные пластинки почти сходятся в центре полости завязи. Семязачатки весьма многочисленные, ортотропные, унитегмальные. В процессе развития семязачатки скоро оказываются погруженными в разрастающуюся ткань плаценты.

Раскрывание цветков гидноровых происходит весьма оригинально. Мясистые доли чашечки часто расходятся сначала в средней и нижней их части, оставаясь соединенными у вершины цветка и создавая возможность их опылите-

лям-жукам легко проникать в цветки прямо с поверхности почвы. Доли чашечки представляют собой мясистые образования с грубой, коричневатой наружной поверхностью и ярко окрашенной внутренней. Внутренняя поверхность частей цветка у разных видов меняет окраску от чисто-белой или розовой до ярко-красной. У *гидноры Корна* (Hydnora cornii) верхние две трети чашелистиков белые и гладкие, а резко отграниченная нижняя треть — ярко-красная, покрытая щетинками. Длинные доли чашечки гидноры африканской вишнево-красные (табл. 15) и сплошь усеяны щетинками. У гидноры Солмса, цветки которой, в отличие от других видов, раскрываются с вершины, верхняя часть чашелистиков гладкая. Эти особенности окраски и строения, как и гнилостный запах цветков, служат для привлечения жуков, питающихся падалью. Цветки некоторых видов прозопанхе, хотя и не имеют яркой окраски, эффективно привлекают насекомых запахом. Жуки, забираясь в цветки, «путешествуют» в них, особенно в их нижней части, где расположены репродуктивные органы, способствуя опылению. Когда цветок состарится и его ткани становятся вялыми, жуки идут на поиски свежих цветков. Нередко самки жуков не только находят в цветках пищу, но и откладывают там яйца, а личинки затем живут в действительно разлагающихся частях цветка.

Плоды гидноровых довольно массивные и мясистые, более или менее ягодообразные, но с почти деревянистым, поперечно раскрывающимся внешним слоем.

Семена очень многочисленные. Например, у прозопанхе американской в одном плоде содержится около 35 000 семян. Они мелкие, с маленьким недифференцированным зародышем, окруженным обильным эндоспермом и периспермом.

Плоды гидноровых охотно поедают разные животные. Так, плодами гидноры не прочь полакомиться бабуины, шакалы, лисы, дикобразы. Плоды прозопанхе активно поедают американские броненосцы и, вероятно, некоторые другие животные.

Жители Африки — бушмены, сомалийцы и др. — также охотно используют плоды гидноры в пищу. Плодами прозопанхе питаются аргентинские индейцы, которые потребляют их как в сыром, так и в жареном виде. На Мадагаскаре плоды гидноры считаются одними из лучших местных плодов. Таким образом, разносчиками семян гидноры являются самые разнообразные животные и человек.

На Мадагаскаре местные жители используют цветки и корни гидноры для лечения сердечных болезней.

СЕМЕЙСТВО РАФФЛЕЗИЕВЫЕ (RAFFLESIACEAE)

Семейство раффлезиевых включает 8 родов и не более 55 видов, распространенных главным образом в тропических странах. Роды раффлезиевых группируются в 4 трибы, или, по Р. Торну (1976), подсемейства.

Подсемейство цитиновых (Cytinoideae) включает два рода — *цитинус* (Cytinus) и *бдаллофитон* (Bdallophyton). В роде цитинус 6 видов, распространенных в Средиземноморской области, в Малой Азии, на Черноморском побережье Кавказа (в районе Пицундской сосновой рощи), в Южной Африке и на Мадагаскаре. Род бдаллофитон содержит 4 вида, распространенных в Мексике и Сальвадоре. Цитиновые паразитируют на различных представителях семейства ладанниковых.

В подсемейство аподантовых (Apodanthoideae) входят роды *аподантес* (Apodanthes) и *пилостилес* (Pilostyles). Род аподантес, насчитывающий 5 видов, распространен в тропической Америке, где паразитирует на представителях семейства флакуртиевых. Род пилостилес (около 28 видов) распространен главным образом в Америке (от южных штатов США до Магелланова пролива), но 2 вида встречаются в Южной Африке, 1 вид — в Западной Австралии и 1 вид — в Турции, Ираке и Иране. Виды пилостилеса паразитируют на кустарниках из семейства бобовых, а единственный азиатский вид — *пилостилес Гаусскнехта* (P. haussknechtii) — паразитирует на некоторых видах астрагалов, главным образом из подрода трагаканта (подрод Tragacantha рода Astragalus), а однажды был найден на чингиле (Halimodendron halodendron), также относящемся к семейству бобовых.

Подсемейство раффлезиевых (Rafflesioideae) состоит из трех родов — *раффлезия* (Rafflesia), *саприя* (Sapria) и *ризантес* (Rhizanthes). Все три рода распространены в тропических лесах Азии и на прилегающих островах и паразитируют на корнях лиан из семейства виноградовых, особенно на корнях циссуса (Cissus) и тетрастигмы (Tetrastigma). В роде раффлезия около 12 видов, произрастающих в Западной Малезии (полуостров Малакка, острова Суматра, Ява, Калимантан, Филиппины). Саприя (вероятно, только 1 вид) распространена в Северо-Восточной Индии и в Индокитае. Ареал рода ризантес (1—2 вида) приблизительно совпадает с ареалом раффлезии (полуостров Малакка, острова Суматра, Ява, Калимантан).

Наконец, подсемейство митрастемоновых (Mitrastemonoideae) образует род *митрастемон* (Mitrastemon), включающий 5 видов, которые распространены в Южной Японии и на острове

Тайвань, в Индокитае, на островах Суматра и Калимантан, в Южной Мексике и Гватемале (2 вида). Митрастемон паразитирует на корнях представителей семейства буковых.

Раффлезиевые изучены к настоящему времени еще далеко не полно и неравномерно. Это обусловлено их обитанием в труднодоступных или малонаселенных областях, а также их биологией. Бо́льшую часть жизни они проводят в тканях растений-хозяев или в почве. Тем не менее многие особенности их биологии и развития уже стали достоянием науки. Проростки раффлезиевых внедряются обычно в корни растения-хозяина посредством присосок (гаусториев). Те части проростка, которые остаются вне тканей растения-хозяина, постепенно отмирают, и дальнейшее развитие паразита происходит интраматрикально, т. е. исключительно в тканях корня или стебля растения-жертвы. Есть основания считать, что прорастание и внедрение паразита происходит здесь теми же способами, что и у других столь же высокоспециализированных, но значительно лучше изученных паразитных растений (например, из семейства заразиховых). Об этом говорят сходные особенности строения их семян и высокая степень избирательности растений-хозяев. Можно предполагать, таким образом, что, так же как и в семействе заразиховых, семена раффлезиевых побуждаются к прорастанию выделениями из корней растений-хозяев, эти же выделения ориентируют направление роста проростков, а внедрение гаусториев в ткани растений-хозяев происходит в результате действия специальных ферментов, разрушающих их клетки. Все развитие происходит в дальнейшем, как мы уже отметили, интраматрикально. Обитающее в тканях растения-хозяина тело паразита называют эндофитом, а такой способ паразитизма — эндопаразитизмом. Эндофит получает питание из окружающих клеток растения-хозяина.

В отношении большинства родов довольно определенно известно, что их проростки внедряются в корни растений-хозяев. Некоторые исследователи считают, однако, что, в отличие от них, растения из родов пилостилес и аподантес паразитируют исключительно на стеблях. Тем не менее прямые наблюдения прорастания этих паразитов на ветвях растений-хозяев отсутствуют. В то же время особенности строения семян пилостилеса и аподантеса и особенности их распространения свидетельствуют о том, что их проростки внедряются, равно как и проростки других раффлезиевых, вероятно, сначала в корни растений-хозяев и лишь затем врастают в ткани стеблевых частей растения. О том, что такой переход, видимо, возможен, свидетельствует пример некоторых видов цитинуса, для которых определенно известно внедрение проростка в ткани корня; в то же время цветки некоторых видов этого рода нередко появляются на поверхности стеблей растений-хозяев. На стеблях лиан наблюдались даже цветки крупноцветковых видов раффлезии. Не исключено, однако, что отдельные, случайно попавшие на ветки семена паразита могут здесь прорасти и внедриться.

В тканях растений-хозяев тело паразита распространяется в виде клеточных тяжей, напоминающих грибные гифы. Их расположение, строение, ветвление и другие особенности развития могут быть довольно разнообразны. Иногда они окружают (как у аподантеса и цитинуса) центральную часть стебля или корня растения-хозяина довольно плотным сетчатым чехлом, о чем можно судить по распределению цветков или плодущих побегов паразита (рис. 85).

Цветки раффлезиевых закладываются эндогенно. В некоторых участках растения-паразита происходит образование зачатков отдельных цветков (раффлезия и др.) или побегов, на которых впоследствии образуется целое соцветие (цитинус и бдаллофитон). Эти зачатки растут, развиваются и, наконец, появляются наружу через разрывы покровных тканей растения-хозяина. На более ранних стадиях развития зачатки цветков или побегов растения-паразита можно определить по характерным бугоркообразным вздутиям корней или стеблей растения-жертвы.

У раффлезии одиночные цветки появляются на поверхности пораженного корня растения-хозяина в последовательном порядке, то реже, то чаще. У видов, эндофит которых обычно проникает в стебли растений-хозяев, происходит почти одновременное и кучное появление бутонов, которые распускаются тут же, прилегая к коре растения-хозяина (виды пилостилеса). У видов, корни растений-хозяев которых расположены сравнительно глубоко в почве и эндофит которых не способен проникнуть в стебель, на поверхности корня появляются мясистые побеги, имеющие вместо зеленых листьев лишь довольно твердые, кожистые защитные чешуи. Так, у средиземноморского *цитинуса красного* (Cytinus rubra, рис. 85), встречающегося также в Пицундской роще, побеги паразита довольно дружно появляются на поверхности корней ладанника (Cistus) без определенного порядка в зависимости от того, насколько сильно поражен корень и насколько хорошо эндофитный паразит снабжается питательными веществами (табл. 16). Побеги, зацветающие этой весной, закладывались и появлялись на поверхности корней летом предыдущего года. Здесь же на корне видны и следы отмерших прошлогодних побегов. Довольно часто зачатки побегов ци-

тинуса красного появляются столь кучно, что создается впечатление одного ветвящегося побега.

Для пилостилеса Гаусскнехта отмечена интересная зависимость расположения его цветков на стебле от положения листьев растения-хозяина. Листья растения-хозяина и цветки паразита возникают на стебле синхронно, с равной периодичностью. Это происходит потому, что клетки эндофита проникают в точку роста стебля растения-хозяина и здесь происходит общая регуляция развития листьев астрагала и цветков паразита. Такое явление ботаники называют изофазным паразитизмом. Изофазный эндопаразитизм — высшая степень приспособления цветковых растений паразитов к чужеядному существованию.

Цветки раффлезиевых от очень мелких до необычайно крупных, одиночные и сидячие или реже в колосовидных соцветиях (большинство видов цитинуса и бдаллофитона), большей частью однополые, редко полигамные или обоеполые. Большинство видов семейства раффлезиевых имеют двудомные цветки. Однодомные цветки характерны, например, для цитинуса красного. Обоеполые цветки известны у митрастемона и ризантеса, но у последнего встречаются, кроме того, и мужские цветки, т. е. цветки его полигамные. Полигамные цветки наблюдаются также у бдаллофитона и отдельных видов раффлезии. В однополых цветках встречаются рудименты цветков другого пола. Цветки раффлезиевых безлепестные. Чашелистиков обычно 4—5, сросшихся в нижней части в трубку или редко свободных, черепитчатых или редко створчатых (ризантес), иногда лепестковидных. Тычинок от 5 до многих, более или менее сросшихся в трубку или чаще в мясистую колонку. Пыльники в 1—3 рядах вокруг трубки или колонки, вскрывающиеся продольной или поперечной щелью или верхушечной порой. Пыльцевые зерна 3—4-бороздные, многобороздные, 2—3-поровые или безапертурные. Гинецей состоит обычно из 4—10 (у митрастемона 9—20) плодолистиков; рыльце сидячее или на столбике, дисковидное, головчатое или многолопастное. Завязь нижняя или полунижняя, редко верхняя (митрастемон), одногнездная или ложномногогнездная (раффлезиевые), с очень многочисленными анатропными (аподантовые и митрастемон) или чаще ортотропными семязачатками, расположенными на вдавленных внутрь полости завязи (интрузивных) плацентах или покрывающих всю стенку завязи. Семязачатки битегмальные (аподантовые) или чаще унитегмальные. Плоды ягодообразные. Семена многочисленные, мелкие, с недифференцированным зародышем и маслянистым эндоспермом.

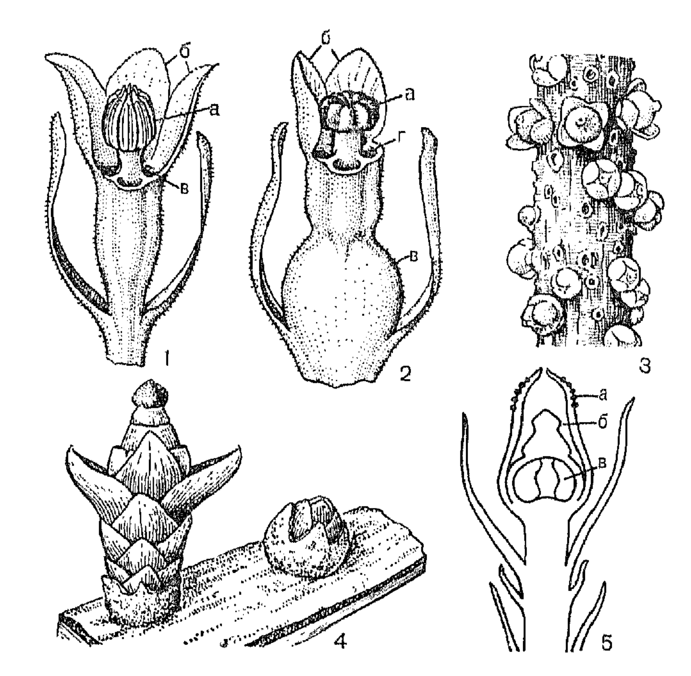


Рис. 85. Цветки некоторых представителей семейства раффлезиевых:

1 — мужской цветок цитинуса красного (Cytinus rubra) (*а* — андроцей, *б* — околоцветник, *в* — каналы, ведущие к нектарникам); *2* — женский цветок цитинуса красного (*а* — рыльце, *б* — околоцветник, *в* — завязь, *г* — каналы, ведущие к нектарникам); *3* — цветки аподантеса (Apodanthes caseariae) на стебле растения-хозяина; *4* — бутон и цветок митрастемона ямамоты (Mitrastemon jamamotoi) на стебле растения-хозяина; *5* — схема строения цветка митрастемона (*а* — синандрий, *б* — рыльце, *в* — полость завязи с долями плаценты).

В подсемейство раффлезиевых входят наиболее известные представители этого семейства. Цветки у них всегда крупные, с мясистым околоцветником. В некоторых случаях они достигают действительно рекордной величины (до 1 м в поперечнике, как у *раффлезии туан-мудэ* — Rafflesia tuan-mudae, и около 45 см у *раффлезии Арнольда* — R. arnoldii, табл. 15). Тем не менее и самые маленькие из них выглядят вполне внушительно. Так, у *яванской раффлезии патма* (R. patma) цветки часто достигают в диаметре 30 см, у саприи — 20 см, у ризантеса —10—15 см. Цветки этих растений выделяются, однако, не только размерами, но и строением, окраской, специфическим запахом.

Гигантские цветки раффлезии привлекают внимание насекомых-опылителей тем, что напоминают и видом и запахом разлагающиеся куски мяса (табл. 15). На запах и вид гниющего мяса слетаются целые рои мух. Основная окраска листочков околоцветника раффлезии от кирпично-красной до темно-коричневой, иногда с пурпурным оттенком. Отмеченный выше эффект гниющего мяса подчеркивается светлыми, неправильной формы, нерегулярно расположенными пятнами, которые выделяются на общей поверхности.

Общий план строения обоеполого цветка раффлезии можно видеть на рисунке 86. В строении цветков раффлезии привлекает внимание прежде всего массивная колонка в центре цветка над завязью, где в одно целое соединены андроцей и гинецей. Кроме того, интересно особое разрастание околоцветника, образующее так называемую диафрагму, характерную только для цветков раффлезии и саприи. Диафрагма окрашена светлее в сравнении с околоцветником, что, вероятно, имеет некоторое значение при опылении. Вершина колонки разрастается в стороны, и эта расширенная ее часть называется диском. Ниже его краев вокруг колонки располагаются пыльники. У раффлезии они погружены в отделенные друг от друга углубления. У родственных родов саприя и ризантес пыльники ясно двухгнездные, у раффлезии каждый пыльник состоит из нескольких гнезд. Все они раскрываются через верхушечные поры. Пыльцевые зерна 3—4-бороздные. Важная особенность пыльцевых зерен раффлезии и ризантеса состоит в том, что зрелая пыльца здесь не одиночная, а собирается в отдельные, соединенные слизистым веществом комочки. Эта слизь, вероятнее всего, образуется из дегенерировавших остатков стенок пыльцевых гнезд.

Нижняя завязь раффлезии ложномногогнездная. Такая завязь, так же как у ризантеса и саприи, образуется в результате разрастания серии париетальных плацент, закладывающихся в виде пластинок и впоследствии образующих многочисленные срастания. На поперечных срезах через завязь (рис. 87) можно видеть последовательные этапы эволюции плацентации в семействе. Важно отметить при этом, что подобные разрастания плацентарной ткани характерны именно для представителей этого подсемейства крупноцветковых видов и связаны с особенностями распространения семян.

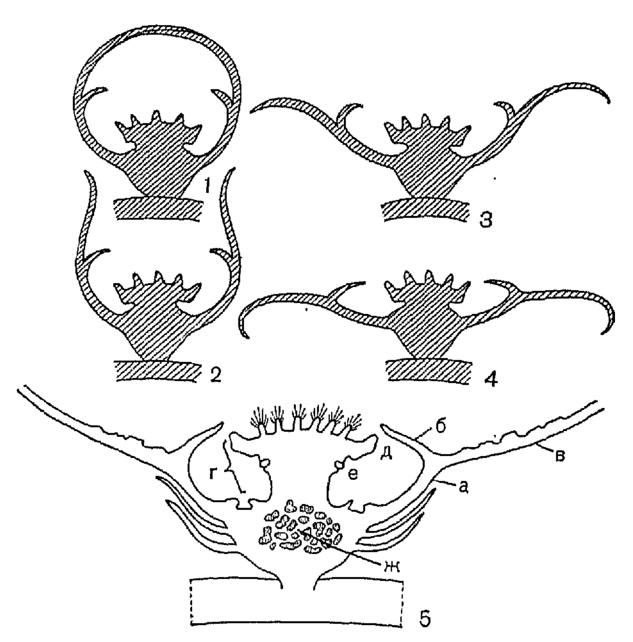


Рис. 86. Развитие и строение цветка раффлезии (Rafflesia):

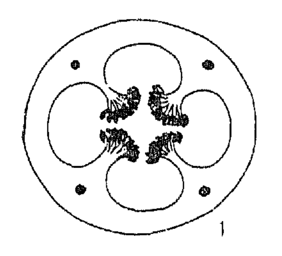
1—4 — последовательные этапы раскрытия бутона; *5* — схема строения цветка (*а* — трубка околоцветника, *б* — диафрагма, *в* — краевая доля околоцветника, *г* — колонка, *д* — диск, *е* — зона расположения пыльников, *ж* — доли плаценты в полости завязи).

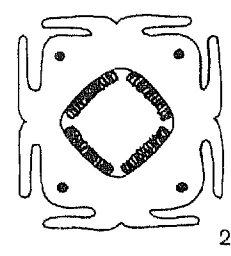
Хотя раффлезия пользовалась особым вниманием исследователей, точные данные о биологии опыления ее цветков неизвестны, неизвестно даже, например, где на диске располагается воспринимающая пыльцу ткань. У раффлезии туан-мудэ наблюдали прорастание пыльцы на внешних краях диска, но не исключено, что и шиповидные выросты на его поверхности также могут способствовать улавливанию и прорастанию пыльцевых зерен.

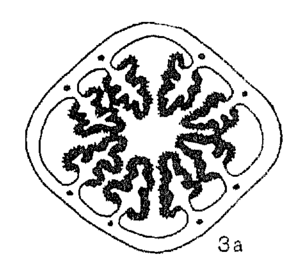
Развитие раффлезии и ее огромных цветков происходит очень медленно. В Богорском ботаническом саду (Индонезия) для выяснения этого вопроса ставили специальные опыты, и оказалось, что от высева семян до появления бутонов над поверхностью почвы прошло три года и еще полтора года понадобилось для того, чтобы показавшийся над почвой бутон превратился в открытый цветок. Тем более удивительно, что время функционирования цветков раффлезии очень коротко, всего 2—4 суток. Еще более удивительно то, что раффлезия цветет далеко не часто.

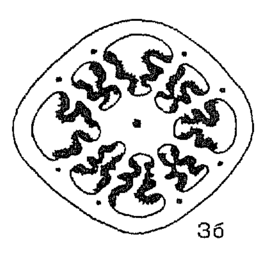
Объединение пыльцы в слизистые комочки, окраска цветков и их специфический запах указывают на то, что цветки раффлезии и других крупноцветковых родов опыляются насекомыми, предпочитающими гнилостные продукты, вероятно разными видами лесных мух.

Ягодообразные плоды содержат вязкую массу (пульпу), в которую погружены многочисленные семена. Это приспособление для эпизоохорного распространения семян раффлезии. Считается, что ее семена разносят дикие свиньи и слоны, к конечностям которых прилипают части раздавленных плодов, содержащих множество семян. Цветки раффлезии обычно находят в местах, где почва обильно удобрена экскрементами слонов. Возможно, что мелкие млекопитающие и насекомые тоже способствуют дальнейшему распространению семян в окружающей местности, где часть из них оказывается в непосредственной близости от корней растений-хозяев, распространяющихся в самом поверхностном слое почвы. Своеобразная форма семян с их придатками типа элайосом, возможно, служит приманкой для муравьев. Раффлезия — вероятно, единственное известное растение, се-









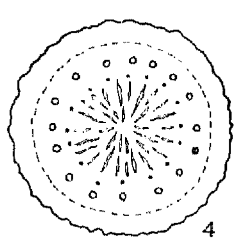


Рис. 87. *Строение завязи у некоторых представителей семейства раффлезиевых.*

Усложнение плацентации в процессе исторического развития: *1* — поперечный медианный разрез завязи аподантеса Прингля (Apodanthes pringlei); *2* — поперечный медианный разрез завязи аподантеса флакуртиевого (A. flacourtiae); *3* — поперечный разрез через апикальную (*а*) и базальную (*б*) части завязи цитинуса красного (Cytinus rubra); *4* — поперечный медианный разрез завязи раффлезии патма (Rafflesia patma).

мена которого могут распространяться как слонами, так и муравьями.

В подсемействе аподантовых, включающем роды пилостилес и аподантес, мы находим, напротив, одни из самых мелких цветков. Тем не менее принципиальное их устройство в основном такое же, как и у гигантских цветков раффлезии. Цветки, по-видимому, всегда однополые. В мужских цветках *пилостилеса Турбера* (Pilostyles thurberi) тычинки овальные, пыльники, раскрывающиеся поперечной щелью, располагаются в три ряда вокруг вершины центральной колонки. У *пилостилеса Гольца* (P. holtzii) центральная колонка является собственно рудиментом гинецея, а тычинки срослись и образуют вокруг колонки тычиночную трубку, увенчанную многочисленными пыльниками. Семязачатки у пилостилеса располагаются обычно по всей внутренней поверхности стенки завязи. У аподантеса можно различить четыре плацентарных выроста, усеянных семязачатками (рис. 87). Переходные формы встречаются у пилостилеса. В отличие от подсемейства раффлезиевых анатропные семязачатки аподантовых битегмальные. О механизмах опыления ничего не известно. Известно только, что цветки невзрачных, буроватых оттенков, а пыльцевые зерна одиночные.

Зародыши пилостилеса еще более редуцированы, чем зародыши видов подсемейства раффлезиевых, строение же семян и их величина в общем сходные, хотя и имеются некоторые различия в деталях строения.

О распространении семян пилостилеса и аподантеса почти ничего не известно. Некоторые исследователи предполагают, что крысы, муравьи и даже термиты разносят плоды и семена этих растений и вносят их в почву. Не исключена и роль ветра и дождевых вод. Если семена прорастают прямо на ветвях растений-хозяев, то в распространении семян могут участвовать и птицы. Но особенности строения семян определенно указывают на их прорастание в почве и внедрение в корни растений-хозяев.

Довольно своеобразно устроены цветки митрастемона — единственного представителя митрастемоновых (рис. 85). Одиночные обоеполые цветки венчают вершину небольшого побега. Тычиночная трубка имеет большое число пыльников, раскрывающихся продольной щелью. Особенность этой тычиночной трубки состоит в том, что она окружает гинецей и возвышается над ним, оставляя на вершине лишь небольшое отверстие. Это приспособление тесно связано с особенностями опыления. Цветок протандричен, и во время созревания пыльников насекомые не могут проникнуть через узкое отверстие на вершине тычиночной трубки внутрь цветка к завязи. Так предотвращается самоопыление. Несколько позже гинецей, вырастая, разрушает тычиночную трубку, и в это время поверхность рыльца способна принять пыльцу с других растений.

Предполагают, что опыление цветков митрастемона происходит при посредстве мух, в частности плодовых мушек (Drosophila). Не исключено и участие в опылении птиц из рода белоглазка (Zosterops). Во всяком случае, отмечено накопление больших количеств нектара в чашеподобных верхних кроющих листьях-чешуях. Семязачатки расположены в завязи на разрастающихся к ее центру пластинчатых париетальных плацентах. Зародыш крайне редуцирован и состоит всего из четырех клеток. Общее строение семени такое же, как и у других раффлезиевых, но семена еще мельче. Способы распространения семян неизвестны.

Подсемейство цитиновых — единственное в семействе, у большинства представителей которого цветки собраны в соцветия. Весьма оригинальны соцветия у бдаллофитона. У одних видов цитинуса, например у *цитинуса двудомного* (Cytinus dioicus), цветки двудомные, в то время как у других, например у цитинуса красного, они однодомные. Продолговатые пыльники в мужских цветках цитинуса собраны на вершине колонки в так называе-

мый синандрий. У бдаллофитона каждый пыльник увенчан оригинальной шпорой, то менее, то более выраженной у разных видов. Пыльники двухгнездные и раскрываются продольными щелями. У обоих родов воспринимающая поверхность головчатого рыльца радиально-выемчатая, образующая овальные доли. Многочисленные семязачатки цитинуса расположены на радиальных плацентах. Цветки цитинуса красного опыляются пчелами. Детали механизма опыления неизвестны.

Так же как и у раффлезии, в основании семязачатка цитинуса образуются разрастания (элайосомы), указывающие на распространение его семян муравьями и животными.

Раффлезиевые не имеют практического значения, но представляют интереснейший объект для научных исследований.

ПОРЯДОК НИМФЕЙНЫЕ (NYMPHAEALES)

СЕМЕЙСТВО КАБОМБОВЫЕ (CABOMBACEAE)

Семейство кабомбовых по некоторым особенностям самое примитивное в порядке, но в то же время по целому ряду других признаков оно очень специализировано и в эволюционном отношении представляет собой боковую ветвь. В семействе лишь 2 рода: *кабомба* (Cabomba), состоящая из 6—7 видов, и *бразения* (Brasenia), являющаяся монотипной. Кабомба — американский род. Она распространена в тропических, субтропических и умеренных областях Америки — от восточных штатов США до Аргентины. Бразения имеет гораздо более широкое распространение и встречается как в Америке (от севера США до Кубы и Гватемалы), так и в Азии (от Индии до Приморья, южной части Хабаровского края, Японии и Тайваня), а также в Восточной Австралии и в тропической Африке. Кабомбовые произрастают в стоячих или медленно текущих водах.

Кабомбовые — многолетние водные травы с тонким, залегающим в донном осадке симподиальным корневищем, вертикальными, длинными, тонкими, ветвистыми стеблями и небольшими очередными длинночерешковыми округлыми щитовидными листьями, плавающими на поверхности воды, а у кабомбы также сильно рассеченными супротивными или мутовчатыми короткочерешковыми подводными листьями (табл. 17). В паренхимных тканях кабомбовых имеются длинные ряды членистых млечных мешков. Корневище и черешок листа с 2 проводящими пучками, а цветоножка с 3 пучками. У кабомбовых, как и у других представителей порядка, развиты межклеточные пространства и воздухоносные полости. Имеются слизевые клетки.

Особый интерес представляют цветки кабомбовых. Они небольшие, одиночные, пазушные, на длинных цветоножках, обоеполые, обычно 3-членные, циклические или спироциклические (табл. 17). Чашелистиков 3 (редко 2—4), свободных, лепестковидных. Лепестков 3 (редко 2—4), свободных. Тычинок 3—6 (кабомба) или 12—18 (36) (бразения). Тычинки довольно специализированного типа с тонкими, слегка уплощенными нитями. Пыльники экстрорзные, латрорзные или интрорзные. Пыльцевые зерна однобороздные, с мелкобугорчатой (бразения) или струйчатой (кабомба) поверхностью.

Для кабомбовых характерен апокарпный гинецей, состоящий из 3, редко 2 (кабомба) или 6—19 (бразения) плодолистиков. Плодолистики постепенно вытянуты в столбик, заканчивающийся маленьким головчатым рыльцем. В каждом плодолистике (1) 2—3 анатропных семязачатка, расположенных между боковыми жилками и средней жилкой плодолистика.

Строение цветков кабомбовых, их обычно ярко окрашенный околоцветник свидетельствуют о насекомоопылении. К сожалению, биология цветка этого семейства остается почти неизученной. По наблюдениям японского ботаника А. Токура (1937), появляющиеся над водой цветки раскрываются приблизительно от 6 до 9 ч утра, а затем погружаются в воду, раскрываясь снова на следующее утро.

Отдельные плодики апокарпного плода кабомбовых кожистые, до некоторой степени еще листовкообразные, но нераскрывающиеся (переходные от листовки к орешку). Каждый плодик содержит 1—3 семени. Созревание плодов происходит в воде. Семена с маленьким зародышем, окруженным тонким слоем эндосперма и обильным периспермом; семенная кожура снабжена крышечкой, но лишена ариллуса.

Кабомба является одним из популярных аквариумных растений. Как и бразения, она легко размножается вегетативно.

СЕМЕЙСТВО НИМФЕЙНЫЕ, ИЛИ КУВШИНКОВЫЕ (NYMPHAEACEAE)

Семейство нимфейных — самое крупное в порядке. В нем 6 родов: *кувшинка*, или *нимфея* (Nymphaea), включающая около 40 (возможно, до 50) видов, *кубышка* (Nuphar) с 10—12 (по мнению некоторых ботаников, около 25) видами, *виктория* (Victoria) с 2 видами, *барклайя*

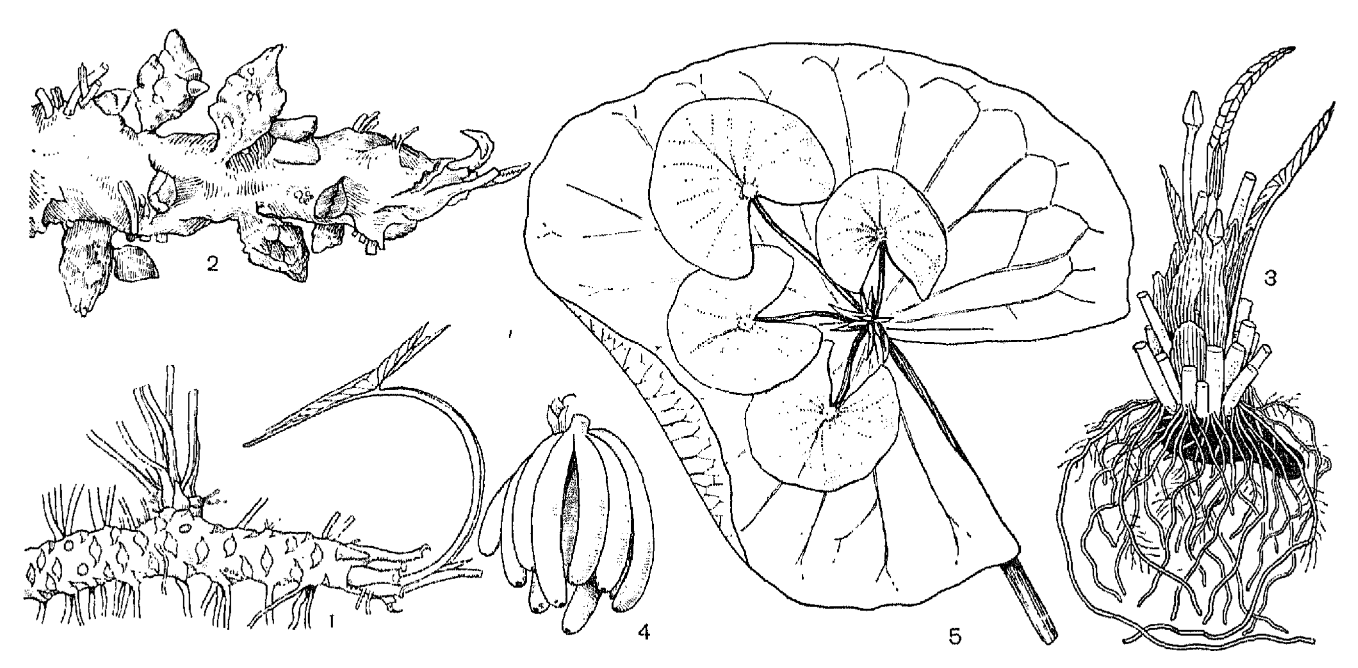


Рис. 88. Способы вегетативного размножения кувшинковых:

1 — корневище кубышки желтой (Nuphar luteum); *2* — корневище кувшинки шишковатой (Nymphaea tuberosa); *3* — клубень кувшинки белой (N. alba); *4* — «банановидные» клубни кувшинки мексиканской (N. mexicana); *5* — живородящее растение кувшинки мелкоцветковой (N. micrantha).

(Barclaya) с 3—4 видами и монотипные роды *эвриала* (Euryale) и *ондинея* (Ondinea). Семейство подразделяется на 4 подсемейства: собственно нимфейные (Nymphaeoideae) с двумя родами — кувшинка (нимфея) и ондинея, кубышковые (Nupharoideae) с одним родом кубышка, эвриаловые (Euryaloideae) с двумя родами — эвриала и виктория и барклайевые (Barclayoideae) с одним родом барклайя.

Географическое распространение семейства очень широкое. Так, род кувшинка является растением-космополитом, встречается от лесотундры до южной оконечности Латинской Америки, а род кубышка повсеместно распространен в умеренной области северного полушария. Эвриала произрастает только в Азии, от Северо-Западной Индии через Бангладеш и континентальный Китай до Приморья, Японии и Тайваня, а оба вида знаменитой виктории — лишь в Южной Америке, от Гайаны до Парагвая, и на острове Ямайка. Сравнительно недавно описанный новый род ондинея известен только из Северо-Западной Австралии. Род барклайя распространен в Южной Бирме, на Таиланде, на Андаманских островах, в Южном Вьетнаме, на полуострове Малакка, островах Калимантан и Суматра и на Новой Гвинее.

В связи с широким географическим распространением разные роды нимфейных оказываются в очень различных климатических условиях. Если виктория растет в тропических водоемах Южной Америки с температурой воды +28...+33° С, то *кувшинка белая* (Nymphaea alba) достигает в европейской части СССР 68° северной широты и при этом в зимнее время не страдает от промерзания водоемов, сохраняя жизнеспособность. *Кувшинка чисто-белая* (N. candida) поднимается на высоту 500 м над уровнем моря.

Все растения, относящиеся к семейству,— гидрофиты, т. е. ведут водный образ жизни. При этом кувшинка может быть названа растением-амфибией, т. е. земноводным растением, которое способно жить (давать листья, цвести и плодоносить) как в воде, так и на суше при понижении уровня воды в водоеме. Что же касается виктории и ондинеи, то в сухое время года, когда уровень воды понижается, их надземные части отмирают, а корневища находятся в состоянии покоя. Как правило, нимфейные — многолетние корневищные травы. Исключение составляет эвриала, которая является однолетником. Стебель всех представителей семейства превратился в корневище, или горизонтально погруженное в донный субстрат, или имеющее форму клубня, и у некоторых растений в период падения уровня воды оказывающееся на суше. У *кубышки желтой* (Nuphar luteum) корневища длинные, уплощенные сверху вниз, зеленоватые сверху и белесые снизу (рис. 88, табл. 18). Они покрыты много-

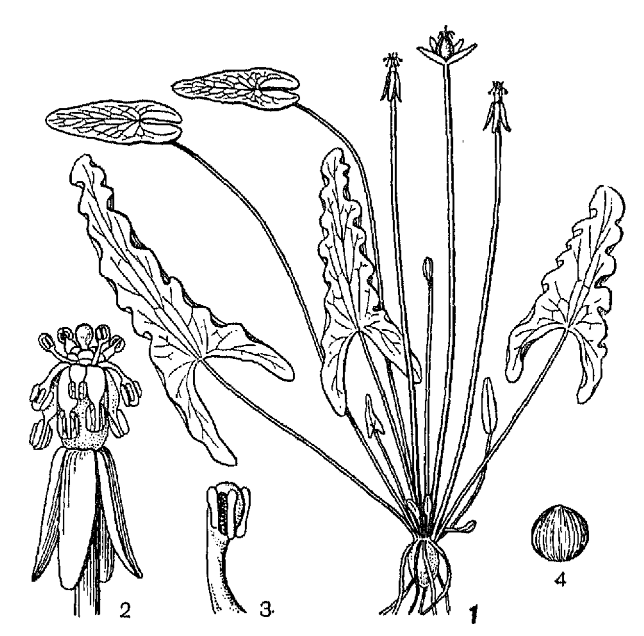


Рис. 89. Ондинея пурпурная (Ondinea purpurea):
1 — схематический рисунок растения; 2 — цветок; 3 — тычинка; 4 — семя.

численными рубцами от опавших черешков (рубцы ромбовидной формы) и цветоножек (рубцы округлые). Корневища часто можно видеть по берегам речек во время весеннего половодья, когда быстрые воды вымывают их из донного грунта. У кувшинок белой и чистобелой корневище дорсивентральное. При этом в сильно заболоченных местах нередко образуются целые острова из переплетенных, обильно ветвящихся корневищ кувшинки чистобелой, которые, поднимаясь близко к поверхности воды, могут выдержать тяжесть человека. У большинства других видов кувшинки корневище имеет вид клубня (рис. 88), иногда сильно опушенного, на верхушке которого располагаются цветоножки и листовые черешки, а ниже — корни. У *кувшинки мексиканской* (Nymphaea mexicana) в период активного роста в нижней части клубня образуются тонкие шнуровидные корневища, или столоны. Они располагаются горизонтально и на расстоянии 15—60 см от материнского растения дают начало новым клубням. К осени на концах этих столонов формируются небольшие многолетние, горизонтально распростертые корневища, на верхней поверхности которых возникают мелкие листовые почки, а на нижней — пучки коротких (длиной до 3,5 см) толстых (диаметром 0,6 см) корней, напоминающих по внешнему виду грозди бананов (рис. 88). У *кувшинки шишковатой* (N. tuberosa) клубни образуются на горизонтальном корневище, причем на них, в свою очередь, возникает по несколько мелких клубней второго порядка (рис. 88), которые легко отрываются и обеспечивают вегетативное размножение. У австралийского рода ондинея образуется небольшой вертикально удлиненный клубень, покрытый тонкими волосками, от верхней части которого отходят листья, цветоножки и многочисленные корни (рис. 89). Барклайя также многолетнее бесстебельное растение с тонким удлиненным корневищем, покрытым чешуями и иногда в узлах легко опадающими мелкими клубеньками, которые образуются нередко и в пазухах листьев. Верхушка корневища, увеличиваясь и утолщаясь, превращается в почку, дающую начало новому растению.

Залегают корневища на разной глубине. Так, корневища кувшинки белой встречаются на больших глубинах, иногда достигающих 5 м и более, в то время как, например, *виктория амазонская* (Victoria amazonica) предпочитает мелководье и в Амазонке обычно растет не глубже 2 м.

Корневища ветвятся моноподиально. Точки роста боковых ветвей обычно при прохождении через донный грунт плотно укрыты подводными листьями. У ондинеи новые клубни образуются над старыми по мере возобновления роста растения. Анатомическое строение корневищ кувшинковых однодольного типа (атактостела). Сосуды отсутствуют, и ксилема представлена кольчатыми, спиральными и лестничными трахеидами. Как в проводящих пучках, так и в паренхимных тканях встречаются членистые млечные трубки или мешки. В корневище, как и в других частях растения, проходит сложная система воздухоносных каналов, по которым доставляется воздух. Часто в полость канала выдаются друзы оксалата кальция, а у некоторых растений, например у кувшинок, жесткие звездчато разветвленные склереиды (астросклереиды). По мнению одних ученых, они служат защитой от поедания растения улитками, а по мнению других, выполняют механическую функцию, предотвращая разрыв тканей под влиянием различных нагрузок — растяжения, сгибания, давления и пр.

Корневище удерживается в грунте с помощью корней, расположенных в его узлах. У кубышки желтой с каждым листовым основанием связано три сильно ветвящихся корешка, которые опадают при отмирании листьев, поэтому на корневище рядом с рубцом листа можно видеть три корневых рубчика. У кувшинки белой число корней, связанных с листом, значительно больше. У ондинеи пучок почти неразветвленных корней отходит от верхней части клубня и, загибаясь вниз, облекает его, проникая в грунт (рис. 89). На корешках кувшинковых развивается корневой чехлик, который разви-

вается по так называемому «лиоризному» типу, свойственному однодольным. Корни образуют корневые волоски также по типу однодольных.

Водный образ жизни кувшинковых, постоянно связанный с дефицитом света и кислорода, вызвал к жизни гетерофиллию, т. е. разнолистность. Почти у всех представителей семейства известны подводные и надводные листья. И те и другие располагаются спирально. У кувшинки подводные листья пленчатые, широколанцетные, с параллельным жилкованием и обычно свернутые в виде колпачка над точками роста корневища, укрывая цветочную почку и надводные листья на ранних этапах развития. У кубышки на месте таких листьев развиваются пучки нежных разветвленных волосков, которые, по мнению ученых, являются видоизмененными пленчатыми листьями. Одновременно у кубышки, а также у ондинеи встречаются подводные листья другого типа, которые на первый взгляд очень напоминают по форме плавающие. Они сердцевидно-стреловидные, с довольно коротким черешком, полупрозрачные, волнистые по краю. По нежной текстуре они скорее напоминают слоевище водорослей. Как писала известный английский ботаник Агнесса Арбер (1920), подводные листья кубышки были впервые изображены уже в XVI в., а затем долгое время (вплоть до прошлого века) не упоминались в литературе. Эти листья продуцируются у кубышки не только в весеннее, но в незамерзающих водоемах также и в зимнее время и обычно летом сменяются плавающими листьями. В более глубоких и быстро текущих водах они могут возникать круглый год, причем даже у старых растений, которые уже потеряли способность продуцировать массивные корневища и надводные листья. В водоемах с быстрым течением надводные листья у кубышки иногда вовсе не образуются, полностью заменяясь погруженными, таким образом находящимися в условиях меньшего колебания температуры. А. Арбер наблюдала ряд растений желтой кубышки, которые цвели, но давали только подводные листья. Это, по ее мнению, было связано с сильной летней инсоляцией, которая обеспечивала достаточно света для фотосинтеза подводных листьев, и надобность в формировании надводных листьев в тот год отпала. У барклайи листья исключительно погруженные, от почти округлых (*барклайя коротковолосистая* — Barclaya hirta) до линейно-ланцетных (*барклайя длиннолистная* — B. longifolia), у основания от копьевидных до сердцевидных.

Плавающие воздушные листья разных родов сильно различаются по форме листовой пластинки, краю листа, степени развития на них эпидермальных бугорков, волосков и шипиков, а также по содержанию в них антоциана. Взрослые плавающие листья виктории и эвриалы щитовидные, а кувшинки, кубышки и ондинеи — сердцевидные, от эллиптических до округлых, в разной степени рассеченные базальной выемкой, как правило, с длинным черешком. Листовая пластинка обычно кожистая, прочная, что обеспечивает сохранение ее целостности при сильных колебаниях воды и ливнях. Жилки листьев сильно выдаются с нижней стороны листа, особенно у виктории и эвриалы. Центр тяжести плавающих листьев располагается в месте прикрепления черешка. Их листовая пластинка всегда лежит на поверхности воды. В случае сильного разрастания растений плавающие листья могут плотно закрывать всю поверхность водоема. При этом наиболее рациональное расположение листовых пластинок на поверхности воды достигается варьированием длины листовых черешков в зависимости от глубины водоема. Прочность и вместе с тем эластичность черешков обеспечивают растениям свободное перемещение листьев по поверхности под влиянием течений и других колебаний воды. Воздушные листья образуются обычно летом. У кувшинок, нередко оказывающихся на берегу в результате понижения уровня воды в водоеме, листовая пластинка обычно почти касается земли, загибаясь по краям наверх, а листовые черешки развиваются значительно более толстыми и короткими, не превышающими в длину обычно 20 см.

Наиболее крупные листья у виктории. Они достигают в диаметре 2 м и благодаря мощной листовой пластинке, края которой к тому же загнуты вверх, выдерживает груз до 35 кг. По краю листья виктории покрыты мощными колючими зубцами, а с нижней стороны — шипиками, которые, по мнению некоторых ботаников, защищают их от поедания травоядными животными. Сверху листья зеленые, снизу ярко-пурпурные. Сходные с викторией листья имеет *эвриала устрашающая* (Euryale ferox). Ее листья достигают диаметра 1,2 м, почти круглые в очертании, с несколько вогнутой серединой, с гладкими краями, но с мелкими шипиками по поверхности листовой пластинки. Верхняя поверхность листьев зеленая, а нижняя красно-фиолетовая благодаря большому содержанию антоциана. В солнечные дни поверхность листа эвриалы нагревается до 30 °С, обычно значительно выше, чем окружающий воздух.

У нимфейных поверхность листьев не смачивается благодаря восковому налету и образованию бугорчатых выростов на эпидермальных клетках. Молодые листья покрыты слизью, которая выделяется специальными железистыми волосками. Физиологическое значение

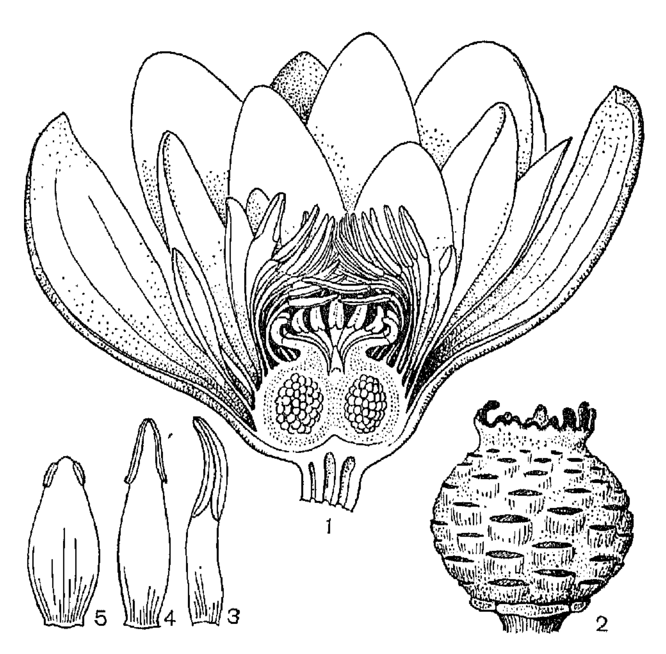


Рис. 90. Кувшинка чисто-белая (Nymphaea candida):
1 — схематический рисунок продольного среза цветка; *2* — плод; *3—5* — переход от тычинки к лепестку.

этой слизи неизвестно. Интересно, что у кубышки желтой слизью покрыты не наружные части растений, а диафрагмы, проходящие через воздухоносные полости, находящиеся в контакте не с водой, а с внутренней атмосферой листовых черешков. В листьях, как и в корневищах, имеется мощная система воздухоносных полостей, которые видны даже невооруженным глазом. Они обеспечивают не только дыхательный газообмен, но и помогают листьям удерживаться в толще воды и на ее поверхности.

При прорастании семян первые, так называемые ювенильные листья обычно сильно отличаются по форме от зрелых листьев взрослого растения, в том числе выращенного из корневищ. Например, у виктории амазонской первый лист почти нитевидный, лишенный листовой пластинки, второй лист имеет листовую пластинку ланцетно-стреловидной формы, а третий лист удлиненно-стреловидной формой уже напоминает лист кувшинки; все три листа остаются под водой, и только четвертый лист плавающий; он отчетливо щитовидный, плоский, как у кувшинки, а не с загнутыми краями, как у взрослого растения. Первые плавающие листья эвриалы также отличаются от листьев взрослого растения — они сердцевидные, подобно листьям кувшинки.

Цветки одиночные, иногда очень крупные, обычно сидят на длинной цветоножке, которая у некоторых видов достигает в длину 5 м. Они обоеполые, актиноморфные, обычно спироциклические, с двойным околоцветником (рис. 90), за исключением ондинеи, у которой лепестки отсутствуют (рис. 89). Чашелистиков 5 или 4, у кувшинки более крупных, чем лепестки. Лепестки многочисленные, черепитчатые. Чашечка у кувшинки окрашена в зеленый цвет, у кубышки — в желтый и по функции замещает сильно редуцированные, мелкие чешуевидные лепестки. У эвриалы чашелистики, как и все части растения, покрыты острыми колючими шипами (табл. 17). У ондинеи 4 ярко окрашенных в розовый цвет чашелистика функционально также заменяют отсутствующие у нее лепестки. У кувшинки цветки очень варьируют по величине (от 3 до 25 см), по форме лепестков и их окраске — белые, розовые, кремовые, желтые, голубые, синие, лиловые (табл. 18). Цветки эвриалы с ярко-фиолетовыми лепестками (табл. 17). Однако особое внимание привлекает к себе цветок виктории, достигающий в диаметре 35 см и снаружи одетый 4 колючими красновато-бурыми сверху и белыми изнутри чашелистиками. Его многочисленные лепестки издают сильный приятный аромат. Цветки барклайи, в отличие от других кувшинковых, с хорошо развитой цветочной трубкой, у основания с покрывалом из 5 продолговатых прицветничков, похожих на чашечку; прицветнички на верхушке снабжены очень своеобразным длинным почковидным выростом. Чашечка сростнолистная, 4—5-лопастная. Венчик сростнолепестный, с многочисленными или двутрехрядными долями. Внешние доли венчика широкие, на верхушке округлые и более лепестковидные, чем внутренние, более узкие доли, постепенно переходящие в шиловидные и изогнутые стаминодии. Узкие доли околоцветника, стаминодии, а также тычинки прикреплены к внутренней стороне цветочной трубки (называемой иногда цветоложем). Лепестки снаружи зеленые, а на внутренней стороне от темно-красных до розовых.

Тычинки обычно многочисленные, но у ондинеи их 15, расположенные по спирали, у большинства видов кувшинки (рис. 90) и отчасти у эвриалы постепенно переходящие в лепестки, а у виктории — в шиловидные стаминодии. У большинства кувшинковых тычинки примитивного типа, более или менее лентовидные, с хорошо выраженным надсвязником, с одной средней и двумя боковыми жилками; у *кувшинки гигантской* (Nymphaea gigantea) и эвриалы устрашающей тычинки более специализированные, всего с одной жилкой. Пыльники очень длинные, погруженные в стерильную ткань тычинки. У барклайи тычинки расположены по пологой спирали, приросшие к цветочной трубке, короткие нити загнуты вниз

и пыльники поэтому висячие. Раскрывание пыльников интрорзное, экстрорзное и латрорзное.

Пыльцевые зерна нимфейных однобороздные (табл. 22 и 23). Поверхность зерен очень разнообразна — гладкая у виктории, бугорчатая у кувшинки. У эвриалы пыльца мелкошиповатая, а у кубышки с крупными шипами. У виктории пыльца даже в зрелом состоянии остается в тетрадах.

Гинецей синкарпный, из 5—35 плодолистиков, обычно с сидячим рыльцем. У кувшинки, кубышки и виктории число плодолистиков от 5 до 35, у барклайи — 10—12, у эвриалы — 8, а у ондинеи — от 3 до 5. Рыльце у кубышки зеленоватое, вогнутое или выпуклое, цельнокрайнее или зубчатое по краю, с радиально расходящимися лучами, число которых зависит от числа плодолистиков. У ондинеи рыльце 3—5-лопастное, ярко-красное, вогнутое в центре. У барклайи рыльце 10—12-лучевое, причем положение рыльцевой поверхности не вполне ясно. По наблюдениям американского ботаника китайского происхождения С.-И. Ху (1968), рыльцевая поверхность настолько неясно выражена, что не всегда можно установить ее расположение. В тех случаях, когда она выражена относительно более определенно, она расположена на абаксиальной стороне верхушки рыльцевых лучей и далее спускается по обеим сторонам до половины их длины. Рыльце кувшинки и виктории многолопастное, ярко окрашенное у виктории в алый, а у кувшинки в кремовый, розовый, желтый, красный, красно-коричневый и другие цвета, иногда с длинными столбиками. Завязь верхняя (кубышка и ондинея), полунижняя (кувшинка и виктория) или нижняя (барклайя и эвриала). Семязачатки многочисленные, расположенные рассеянно на всей внутренней поверхности плодолистиков.

Цветение большинства нимфейных представляет собой красивое зрелище. Цветки эвриалы лишь на короткое время высовываются из воды. Барклайя цветет 2 дня и по отцветании погружается в воду. Виктория цветет также в течение всего 2 суток, но ее цветение, во время которого окраска лепестков как по волшебству меняется от белой до ярко-розовой или алой (табл. 19), представляет собой эффектную картину. Интересна история первого цветения виктории в оранжерее Ботанического сада в Кью (Англия), куда ее семена впервые удалось завезти из Южной Америки в 1849 г. Весть о том, что виктория должна цвести, быстро распространилась не только среди служащих Ботанического сада и ученых, но также среди художников и репортеров. К моменту раскрытия цветка в оранжерее собралась огромная толпа. Все с замиранием сердца следили за часами, ожидая раскрытия цветка. В 5 ч вечера еще закрытый бутон поднялся над водой, его чашелистики раскрылись и появились снежно-белые лепестки удивительной красоты. «Присутствовавшие стояли, пораженные величием явления, и не знали, чему удивляться, величине ли и красоте форм, ничем не описуемому благоуханию в теплице, распространившемуся при цветении растения, или, наконец, беспримерной скорости раскрытия цветка»,— писал известный ботаник-аквариумист Н. Ф. Золотницкий в 1887 г. Через 2 ч цветок вновь сомкнул лепестки и опустился под воду. На другой день в оранжерее народ собрался с утра в ожидании очередного чуда. И вот цветок виктории вновь раскрылся в 7 ч вечера, и, к удивлению всех присутствовавших, произошло неожиданное превращение цветка — он был уже не белым, а ярко-розовым. Вскоре стали опадать лепестки, причем их окраска становилась все более интенсивной. После полного опадения лепестков началось активное движение тычинок, которое, по свидетельству присутствовавших, даже было слышно. На протяжении всего времени цветения викторию фотографировали и рисовали.

Время цветения кувшинковых в северных водоемах приходится на июнь с максимумом на август, а в южных уже в мае наблюдается массовое цветение. Цветение виктории на родине — в Южной Америке — начинается в октябре и продолжается до января. Несмотря на тропический климат, с марта по май это растение в связи с наступлением засушливого времени находится в покое.

У нимфейных очень своеобразно и опыление. У эвриалы наблюдается подводная клейстогамия, или так называемая гидроклейстогамия. Некоторые ботаники предполагают, что барклайе и ондинее также свойственна клейстогамия. Однако, по мнению австралийского ботаника Ден Хартога, описавшего ондинею, яркая окраска ее цветков скорее свидетельствует в пользу опыления этого растения с помощью насекомых. Ярко окрашенные и ароматные цветки кувшинки, кубышки и виктории привлекают различных насекомых, среди которых основную роль в опылении играют жуки. Благодаря тому что цветки кувшинковых обладают способностью закрываться у одних видов в вечерние, у других в утренние часы, жуки оказываются в своего рода «ловушке», где они остаются до очередного открытия цветка, поедая тычинки и обсыпаясь пыльцой, которую они переносят на другие цветущие растения. Для привлечения жуков на плодолистиках виктории имеются специальные пищевые тельца. Интересно, что во время цветения цветки виктории выделяют много тепла. Так, температура цветка может быть на 10° выше температуры

воздуха. При этом наибольшая температура развивается на ярко-красных рыльцах, предполагается, что за счет содержащегося в них крахмала. У кубышки наблюдается протогиния, которая обеспечивает опыление цветков. У нее, помимо аромата и яркой окраски чашелистиков, насекомых привлекают нектарники, которые образуются на абаксиальной стороне рудиментарных лепестков.

Плод — губчатая синкарпная ягодообразная многолистовка, очень различная по форме, величине и строению. У кувшинки и кубышки плод достигает в диаметре не более 10 см, сходен по форме с кувшином (рис. 90, табл. 17). В плодах кувшинки обычно по 1600—1700 семян. У эвриалы зрелый плод достигает размера кулака, покрыт крупными шипами (табл. 17), масса его иногда доходит до 200 г, он содержит до 100 семян. Плод виктории наиболее крупный среди кувшинковых и может достигать размеров головы ребенка. Он имеет форму урны и содержит до 400 семян. Плод ондинеи самый мелкий по величине, достигает в длину всего 14—17 мм и в ширину 8—10 мм. Семена мелкие (рис. 89), с маленьким зародышем, погруженным одним концом в слабо развитый эндосперм, под которым имеется обильный крахмалистый перисперм. Семенная кожура с крышечкой и снабжена губчатым ариллусом (отсутствующим у кубышки и барклайи).

Плоды кувшинковых, за исключением кубышки, созревают под водой. При этом плод распадается, семена всплывают на поверхность воды и, одетые слизью, некоторое время плавают, напоминая икру рыб. По-видимому, именно поэтому они привлекают внимание птиц. Окруженные слизью, тонкие, губчатые, мешковидные ариллусы кувшинки, виктории и эвриалы служат в качестве поплавков. После разрушения слизи и ариллуса семена опускаются на дно, где и прорастают. Семена кувшинки белой и кубышки желтой в зимнее время не теряют всхожести, даже оказываясь в замерзшем иле. Способность к прорастанию семена этих растений сохраняют в течение 5 лет и более. Семена, постоянно погруженные в воду, дольше не прорастают, а претерпевшие временное высыхание прорастают быстрее. Семена кувшинки, кубышки и, вероятно, других кувшинковых могут распространяться водоплавающими птицами и, возможно, также рыбами. Но кувшинковые в основном гидрохоры, особенно виктория.

Нимфейные растут только в проточных водоемах, поэтому в искусственных условиях они погибают при недостаточном притоке кислорода. В естественных условиях большинство нимфейных размножаются преимущественно вегетативно — корневищами и клубнями, а кубышка чаще семенами. Вымытые из донного грунта проростки этого растения часто можно видеть среди речных наносов (табл. 18). У *кувшинки мелкоцветковой* (Nymphaea micrantha), произрастающей на западном побережье Африки, и садовой гибридной с ней формы *кувшинки Добени* (N. daubeniana), на верхушках листовых черешков, в месте прикрепления листовой пластинки, ко второму году жизни растения образуются луковицы (рис. 88, табл. 18), т. е., как говорят ботаники, эти растения живородящие.

Нимфейные играют большую роль в питании таких ценных охотничье-промысловых животных, как лось, олень, ондатра, нутрия, бобр и дикобраз. В летнее время кувшинки иногда составляют до 50% корма ондатры. В условиях Кавказа нутрия питается в значительной степени листьями, черешками и цветоножками кувшинки, поселяясь в наименее глубоких частях водоема. В Гайане на листьях виктории неоднократно наблюдались гнезда водоплавающих птиц. Корневищами кувшинок питаются черепахи.

Нимфейные играют немаловажную роль в жизни человека. Они имеют не только определенную эстетическую ценность, украшая водоемы и оранжереи ботанических садов, но и издавна их применяют в народной медицине. В Бразилии жареные семена виктории употребляют в пищу, а семена и корни эвриалы едят в Китае, где на юге страны это растение даже специально культивируют. Интересно применение кувшинок у древних народов как культовых растений. Так, ярко-красные цветки *кувшинки красной* (Nymphaea rubra), пришедшей из Восточной Индии, использовали для изготовления венков, которые возлагали на властителей Древнего Египта во время восхождения на престол, как символ их божественности. Стилизованное изображение кувшинок, например *кувшинки голубой* (N. coerulea), с ярко-голубыми цветками, дико произраставшей в долине Нила, очень часто встречается на монетах, колоннах и могильных плитах Древнего Египта.

С кувшинками связаны многочисленные легенды и сказания. Так, знаменитый *египетский лотос* (N. lotus) замечателен тем, что его цветки обычно раскрываются вечером и закрываются рано утром, был посвящен богам Озирису и Изиде; люди верили в его связь с луной.

СЕМЕЙСТВО РОГОЛИСТНИКОВЫЕ (CERATOPHYLLACEAE)

В семействе всего один род — *роголистник* (Ceratophyllum), в котором насчитывают от 6 до 10 видов, распространенных практически

по всему земному шару от полярного круга до тропиков. Роголистник всегда погружен в воду целиком и никогда не растет на суше. Точки роста стеблей роголистника, перезимовывая под водой, к осени прикрываются сильно сближенными и более темно-зелеными, чем остальные, листьями, которые, по мнению некоторых ботаников, могут рассматриваться как аналоги зимних почек. Роголистник растет на разных глубинах, причем предельная глубина его произрастания иногда доходит до 9 м. Подобно наземным тенелюбивым растениям роголистник очень чувствителен к свету. Как показали опыты, при ярком освещении он гибнет. На оптимальной глубине он нередко развивает огромную биомассу, вытесняя все остальные растения и образуя заросли, нередко затрудняющие движение лодок.

Подобно кабомбовым, роголистник имеет хорошо выраженный олиственный стебель, приподнимающийся в воде (рис. 91). Однако в противоположность всем остальным представителям порядка он характеризуется очень слабым развитием проводящей системы. Поглощение минеральных веществ у него осуществляется всей поверхностью тела растения. Редукция ксилемы в процессе приспособления к водному образу жизни зашла так далеко, что трахеиды полностью утратили функцию проведения воды и превратились в совершенно лишенные лигнификации запасающие клетки, в которых откладывается крахмал.

Стебель роголистника густо покрыт многократно дихотомически рассеченными сидячими листьями, расположенными мутовчато, которые никогда не поднимаются на поверхность воды. Их конечные доли от линейных до нитевидных, часто мелкопильчатые по краю и жесткой консистенции (рис. 91). Листья роголистника, как и другие части растения, покрыты своеобразными волосками, которые в противоположность другим кувшинковым не выделяют слизи и их функция пока не ясна. Пожалуй, наиболее поразительно то, что все части роголистника покрыты кутикулой. Это обычно не свойственно высшим растениям, целиком погруженным в воду. Правда, известно, что бурые водоросли также развивают слой кутина на поверхности слоевища.

У роголистника корень отсутствует — это один из наглядных примеров крайней специализации растений в условиях водной среды. Для удержания в донных отложениях у роголистника развиваются особые, как их называют, ризоидные ветви стебля (наряду с обычными фотосинтезирующими олиственными ветвями), которые компенсируют отсутствие настоящих корней. Они белесые, одеты очень тонко рассеченными листьями и проникают в ил, одновременно исполняя роль якорей и абсорбирующих органов.

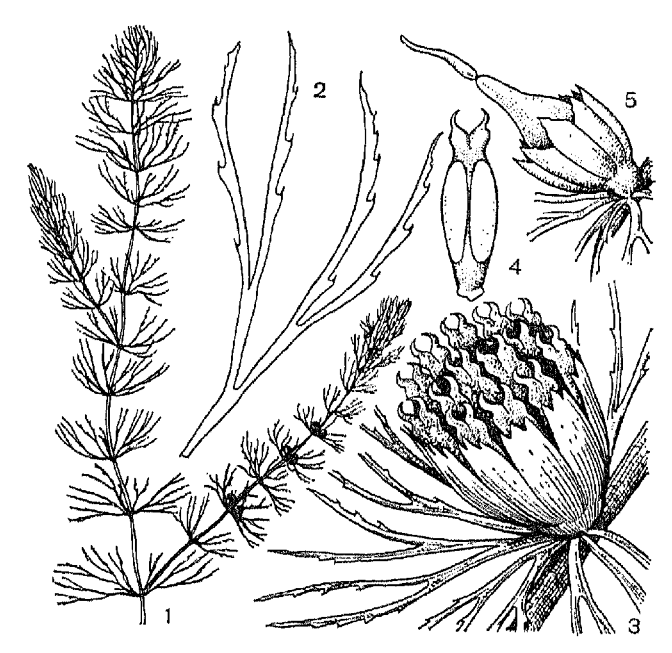


Рис. 91. Роголистник погруженный (Ceratophyllum demersum):

1 — часть растения; *2* — лист; *3* — мужской цветок; *4* — тычинка; *5* — женский цветок.

Цветки роголистника мелкие, едва заметные, в очень редуцированных соцветиях, сидячие, однополые и однодомные (но соцветия всегда однополые), безлепестные (рис. 91). Чашелистиков в женских цветках около 12, в мужских — 9—10, у основания сросшихся в трубку. Некоторые ботаники считают, что это не чашелистики, а прицветнички и что цветки роголистника на самом деле лишены околоцветника. Тычинок 8—18, реже меньше (до 5) или больше (до 27), свободных, расположенных спирально на выпуклом цветоложе; нити очень короткие и широкие, постепенно переходящие в широкие и массивные связники, продолженные выше пыльников; пыльники глубоко погруженные, экстрорзные. Пыльцевые зерна крупные, удлиненно-округлые, безапертурные, с тонкой экзиной и слабовыраженной скульптурой поверхности. В женском цветке всего один плодолистик. Он с длинным и острым столбиком и единственным ортотропным висячим семязачатком.

Роголистнику свойственно довольно редкое явление — опыление под водой. Процесс опыления идет следующим образом. Тычинки, созревая, отделяются от цветка и поднимаются на поверхность, при этом расширенный связник играет роль поплавка. После раскрывания пыльников пыльца высыпается, но, имея плот-

ность, несколько более высокую, чем вода, погружается медленно в воду и попадает на поверхность рылец. Транспортировка пыльцы водой — явление очень интересное, свидетельствующее об очень высокой специализации рода. Возможно, что непосредственную связь с опылением имеют те не объясненные до сих пор наблюдения над движением стеблей роголистника, на которые в 1920 г. указывала Агнесса Арбер. В течение 6 ч стебли роголистника двигались в одном направлении, а затем в течение последующих 6 ч находились в состоянии покоя, вернувшись в исходное положение. Далее снова повторялись движения стеблей, которые продолжались уже в течение 4 ч в противоположном направлении. Затем они снова возвращались в прежнее положение. Возможно, что постановка специальных наблюдений над роголистником в период опыления подтвердит предположение о связи наблюдаемых движений с распространением пыльцы.

Плод роголистника — орешек. Семя с большим зародышем и мясистыми семядолями, без эндосперма и перисперма, что также отличает его от семян остальных нимфейных. Семя с тонкой кожурой. Все запасные питательные вещества находятся в двух толстых, мясистых семядолях.

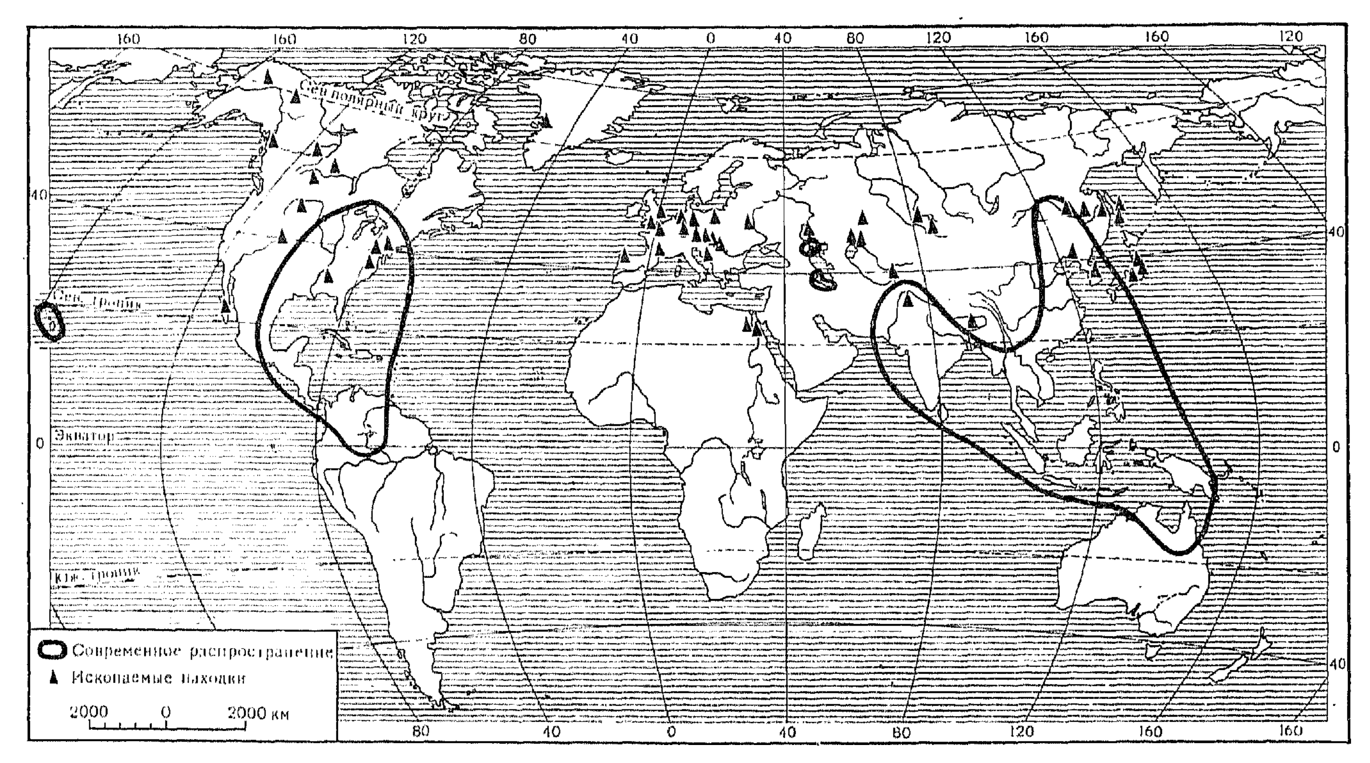
Как видно из описания, семейство роголистниковых довольно обособлено внутри порядка кувшинковых, отличаясь отсутствием перисперма и эндосперма в семенах, строением семязачатков, мутовчатым расположением листьев, безлепестным цветком, строением тычинок и подводным опылением. На этом основании некоторые ботаники даже предлагали выделить семейство роголистниковых в отдельный самостоятельный порядок (Ceratophyllales), что, однако, не находит поддержки у большинства современных систематиков.

ПОРЯДОК ЛОТОСОВЫЕ (NELUMBONALES)

СЕМЕЙСТВО ЛОТОСОВЫЕ (NELUMBONACEAE)

Семейство представлено всего одним родом *лотос* (Nelumbo), состоящим из двух видов: *лотоса орехоносного* (N. nucifera) и *лотоса желтого* (N. lutea). Виды лотоса резко различаются окраской цветков и географическим распространением (табл. 20, карта 9). У лотоса орехоносного цветки розовые, а у желтого, о чем говорит уже его название, желтые. Первый вид известен только в Старом Свете, где он произрастает в Северо-Восточной Австралии, на островах Малайского архипелага, Филиппинских островах, в Южной Японии, на острове Шри-Ланка, на полуостровах Индостан и Индокитай, в Китае, на советском Дальнем Востоке в Хабаровском и Приморском краях, а также по берегам Каспийского моря — в устье реки Куры и дельте Волги. Имеются два противоположных взгляда на произрастание лотоса по побережью Каспийского моря. Одни считают, что он сохранился с доисторических времен, другие связывают его появление здесь с деятельностью человека. Известно, что большую роль в распространении лотоса в Юго-Восточной и Южной Азии, например в Индии, сыграло разведение его в культуре. В настоящее время все места произрастания лотоса в Индии связаны исключительно с поселениями или археологическими памятниками. Второй вид — лотос желтый — распространен в южных районах Северной Америки, в Центральной Америке и северной части Южной Америки, заходит также на Гавайские и Большие и Малые Антильские острова и остров Ямайка. Сегодняшнее достаточно широкое распространение лотоса как в Старом, так и Новом Свете в значительной мере создано благодаря деятельности человека в результате разведения этого растения в культуре на протяжении нескольких тысячелетий.

Лотос, как растение с достаточно широким ареалом, произрастает в самых различных условиях. Так, в Австралии, Индонезии, Индии, Юго-Восточном Китае, на острове Шри-Ланка он растет в условиях жаркого тропического климата и продолжительной инсоляции. В Северном Китае, на Дальнем Востоке и в европейской части СССР лотос находится в довольно суровых условиях, переносит зимние морозы, достигающие 30 °С и ниже. Как правило, он растет в проточных водоемах — в заболоченных местах, озерах и речках с медленным течением. В дельте Волги он поселяется в ильменях и заливах на взморье, а также вдоль берегов многочисленных проток, так характерных для дельт больших рек. С каждым годом в связи с поднятием дельты и продвижением ее в глубь Каспийского моря лотос переселяется все ниже в места с более благоприятной почвой и проточной водой, покидая прежние местообитания. Например, намного выше (по течению Волги) современных мест произрастания лотоса находится село Табала. Это слово означает калмыцкое название лотоса, росшего когда-то на этом месте. Интересно, что в годы пониженного уровня воды лотос наряду с другими земноводными растениями, такими, как кувшинка, чилим, оказывается нередко на суше, продолжая нормально развиваться. В Индии в Кашмир-



Карта 9. Современное распространение и ископаемые находки рода лотос.

ской долине лотос произрастает на высоте до 1560 м над уровнем моря. Это наибольшая высота, на которую он поднимается.

Ископаемые находки лотоса говорят о его достоверном появлении в позднем мелу, довольно широком распространении в третичном периоде (карта 9), особенно в палеогене, и резком сокращении распространения в четвертичном периоде. Есть мнение, что, если бы не вмешательство человека в судьбу лотоса, поддерживающего его культуру, это растение относилось бы к числу угасающих, а может быть, и вымерших родов.

Лотос — растение травянистое, земноводное, стебли его превратились в ползучие корневища, которые погружены в песчаный донный субстрат водоема (рис. 92). Корневище мощное, симподиально ветвящееся, с хорошо выраженными шаровидными узлами, от которых отходят многочисленные корни. На зиму в корневищах откладывается крахмал, благодаря чему они очень разрастаются в толщину, имея вид крупных огурцов. В узлах корневищ образуются почки, в которых формируются как листья, так и цветки. На поперечном срезе через корневище видно, что оно пронизано многочисленными одиночными пучками, расположенными концентрическими кругами (рис. 92), разделенными крупными воздухоносными полостями схизогенного происхождения.

Листья у лотоса двух типов: одни подводные, сидячие, широколанцетной формы, чешуевидные, с параллельным жилкованием, обычно плотно охватывающие молодые почки и точки роста корневища; другие надводные, или воздушные, плавающие и высоко поднимающиеся над водой. Надводные листья имеют округлощитовидную форму, длинный черешок, усаженный шиповидными выростами. У плавающих листьев листовая пластинка плоская, а у стоячего — воронковидная (табл. 20). Обычно экскурсоводы в ботанических садах демонстрируют интересную особенность листьев лотоса — их несмачиваемость. Вода, подобно ртути, собирается на верхней поверхности листа в крупные капли. Это объясняется наличием на верхней поверхности листа хорошо развитого воскового налета и сильно выраженных кутинизированных бугорков, образованных выростами на эпидермальных клетках. Жилкование воздушных листьев лучистое: из центра листа от места прикрепления черешка радиально расходятся 12—25 жилок, которые многократно вильчато ветвятся, за исключением одной нерасторазветвленной средней жилки, выходящей к краю листа в области выемки, имеющейся на листовой пластинке. В утренние часы в центре воронковидных стоячих листьев собирается роса, которая, как и роса на листьях алхемиллы, использовалась химиками древ-

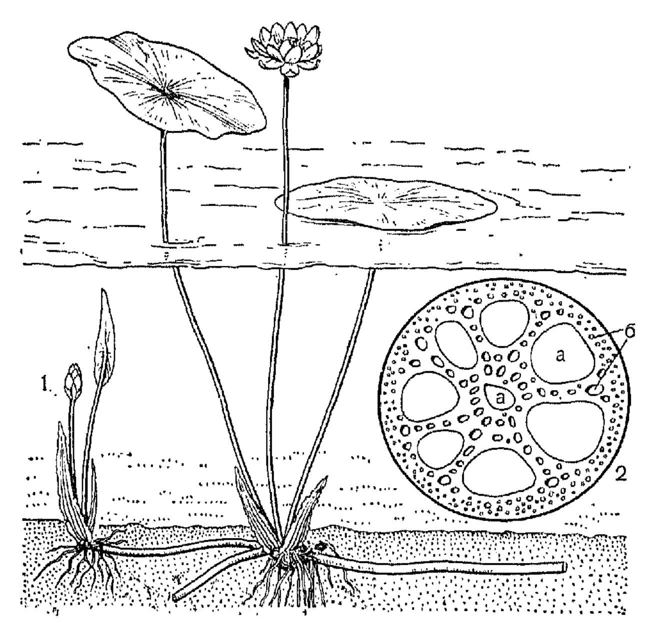


Рис. 92. Лотос орехоносный (Nelumbo nucifera):
1 — схематический рисунок общего вида растения; *2* — поперечный срез корневища (*а* — воздухоносные полости, *б* — проводящие пучки).

ности для опытов. В тканях листьев лотоса имеются большие воздухоносные полости, обеспечивающие растению избавление от избыточного увлажнения. Устьица на листьях лотоса располагаются только с верхней стороны, будучи глубоко погруженными в бугорчатую ткань эпидермы.

Цветки лотоса исключительно красивы. Они очень крупные (диаметром до 30 см), одиночные, пазушные, обоеполые, спироциклические (табл. 20). У лотоса орехоносного цветки яркорозовые, хотя лепестки в основании обычно более бледные, чем на верхушке. У американского лотоса лепестки желтые, причем в основании с кремовым оттенком, а на верхушке более светлые. Имеется культурная форма с белыми цветками, которая разводится во многих оранжереях и ботанических садах мира. Цветки обладают слабым, но очень приятным коричным запахом. Они высоко поднятые, как и листья, над водой на прямой длинной цветоножке, которая подобно листовым черешкам покрыта шиповидными выростами. Цветки лотоса обладают положительным гелиотропизмом, т. е. всегда обращены в сторону солнца. Несколько ниже места прикрепления цветка имеется так называемая зона реагирования, в которой он меняет свое положение. Именно эта связь с солнцем послужила одной из причин для обожествления лотоса древними египтянами и индусами. Чашелистиков у лотоса только 2. Лепестки многочисленные (22—30), располагаются спирально и не вполне ясно отграничены от чашелистиков. Многочисленные тычинки также располагаются спирально; они крупные, с большим мясистым связником, продолженным выше пыльников и обычно загнутым внутрь цветка, и двумя длинными пыльниками; пыльники внешних тычинок экстрорзные, а внутренних — интрорзные и латрорзные. Пыльцевые зерна трехбороздные (табл. 23), с очень своеобразной поверхностью зерен. Гинецей погружен в сильно разросшееся цветоложе, которое имеет обратноконическую форму (табл. 20). Отдельные бочонковидные по форме плодолистики располагаются спирально или почти кольчато и имеют сидячее блюдцевидное рыльце. Созревая, плодолистики образуют односемянные орешки с темным очень прочным деревянистым околоплодником и дыхательным отверстием близ рыльца (табл. 17). Зародыш лотоса очень крупный, с массивными, мясистыми бесцветными семядолями и почечкой с двумя первыми темно-зелеными листьями. Запасные питательные вещества семени заключаются в семядолях, очень скудный эндосперм расходуется целиком на ранних стадиях развития зародыша, и все взрослое семя заполнено зародышем.

Семена лотоса сохраняют всхожесть в течение очень длительного времени. Известен случай, когда орехи лотоса, пролежавшие не менее тысячи лет в погребенных торфяниках Северного Китая, после соответствующей обработки их кожуры проросли и дали цветущие растения.

Лотос издавна привлекал к себе внимание человека. Об этом свидетельствуют многочисленные памятники искусства и литературы. Интерес к лотосу был связан с его использованием в качестве пищевого, лекарственного и также культового растения. Культура лотоса была известна уже первобытным обитателям Южной и Юго-Восточной Азии, а американские индейцы, особенно жившие по берегам рек Теннесси и Камберленд, и туземцы северной оконечности Южной Америки до прихода туда европейцев очень широко использовали лотос в пищу, называя его водяным маисом. Сельское население Китая, Индии и Японии до сих пор использует семена и корневища лотоса для изготовления муки и получения крахмала, сахара и масла. Из корневищ нередко варят суп или готовят их в качестве гарнира, подобно картофелю. Среди кондитерских изделий Китая и в наше время славятся засахаренные парезанные ломтиками корневища лотоса, напоминающие по вкусу мармелад. В Астраханской области лотос до недавнего времени использовало местное население для откорма свиней и домашней птицы. До объявления зарослей лотоса заповедными их урожай нередко уничтожали целиком, что грозило гибелью этому расте-

нию. Использование корневищ и семян лотоса в пищу объясняется высоким содержанием в них крахмала (до 50%), а также сахара, жиров и витамина С. Первое упоминание лотоса в числе других лекарственных растений находят в китайских источниках, составленных более 3000 лет до н. э. Уже в древности народная медицина применяла все части растения лотоса — корневища, листья, цветоножки, лепестки, тычинки, плодики — для лечения заболеваний нервной и сердечно-сосудистой систем. Издавна в Китае, Индии и Древнем Египте лотос считали священным растением, чему способствовало его широкое практическое значение, а также удивительная красота и положительный гелиотропизм цветков. Его применяли при погребениях, и нередко его цветки находят в древнеегипетских гробницах. Изображения лотоса встречаются довольно часто в памятниках архитектуры Египта и Ассирии, где он наряду с папирусами и кувшинками приводится как характерный элемент водного ландшафта. Нередко стилизованное изображение лотоса украшает пилястры колонн. Однако следует обратить внимание на то, что иногда лотосом ошибочно называют изображения кувшинок (род Nymphaea) из семейства кувшинковых. Лотос относится к числу тех растений, роль которых в жизни человека очень велика, начиная от применения его в народной медицине и кончая поэзией, воспевающей его красоту и загадочность.

В странах Юго-Восточной Азии лотос издавна возделывают по типу рисовой культуры на запруженных террасированных низинах. Его обычно высаживают семенами весной, предварительно разбив оболочку и помещая в ком глины, который опускают на дно водоема. Урожай собирают осенью, оставляя часть для очередных посадок следующего года.

В естественных условиях лотос размножается преимущественно вегетативно с помощью корневищ, которые в весенне-летнее время активно растут и ветвятся, давая тонкие шнуровидные молодые корневища, называемые столонами. Они обеспечивают размножение растений и быстрое завоевание ими большого пространства. Нередко растения одной заросли оказываются связанными общей системой корневищ, достигающих огромной длины. Например, американскими учеными было подсчитано, что длина сети корневищ лотоса желтого на площади около 4000 м² составляла свыше 340 км.

ПОДКЛАСС РАНУНКУЛИДЫ (RANUNCULIDAE)

Небольшой подкласс ранункулид, насчитывающий около 10 семейств, произошел от магнолиид, скорее всего от предков типа современных бадьяновых. В целом ранункулиды заметно более специализированы, чем магнолииды. Ранункулиды преимущественно травянистые растения, среди них нет бессосудистых форм, а сосуды обычно с простой перфорацией. Секреторные клетки в паренхимных тканях, как правило, отсутствуют, а устьица обычно без побочных клеток. Тычинки и плодолистики также более специализированного типа, пыльцевые зерна никогда не бывают однобороздными. В подклассе один надпорядок, объединяющий три порядка.

Надпорядок Лютиковые (Ranunculanae)

Порядок 1. Лютиковые (Ranunculales). Большей частью травы, кустарники или лианы. Листья простые или сложные, обычно без прилистников. Секреторные клетки в паренхимных тканях имеются только у луносемянниковых. Членики сосудов обычно с простой перфорацией (лестничная перфорация только у лардизабаловых и рода гидрастис из лютиковых). Цветки обоеполые или однополые, актиноморфные или реже зигоморфные, с двойным или простым околоцветником, редко без околоцветника. Тычинки многочисленные или их 6 (редко 3). Гинецей большей частью апокарпный. Пыльцевые зерна трехбороздные или производные от трехбороздного типа, причем апертуры никогда не бывают сквозными. Семязачатки анатропные, реже гемитропные, битегмальные или редко унитегмальные, крассинуцеллятные, редко тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный или редко целлюлярный (лардизабаловые и цирцеастровые). Семена обычно с маленьким зародышем и большей частью с обильным эндоспермом, реже без эндосперма.

Семейства: лардизабаловые, сарджентодоксовые, луносемянниковые, барбарисовые, глауцидиевые, лютиковые, цирцеастровые.

Порядок 2. Маковые (Papaverales). Стоит очень близко к порядку лютиковых, особенно к глауцидиевым и барбарисовым. Многолетние или однолетние травы, редко кустарники или небольшие деревца. Листья очередные, редко почти супротивные или мутовчатые, без прилистников. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки 2- или 3-членные, обоеполые, актиноморфные или зигоморфные. Чашелистиков обычно 2, редко 3 или 4, как правило, опадающих. Лепестков 4 или 6, редко 8—12, в 2 кругах, иногда отсутствуют. Тычинки многочисленные, 6—12 или 4, свободные или соединенные в пучки. Пыльцевые зерна трехбороздные, многобороздные или многопоровые. Гинецей паракарпный, из 2 или 3—20 плодолистиков; завязь верхняя, редко почти полунижняя, обычно с многочисленными семязачатками. Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеар-

ный. Семена мелкие, с маленьким зародышем у основания обильного, мясисто-маслянистого эндосперма.

Семейство маковые.

Порядок 3. Саррацениевые (Sarraceniales). Очень специализированный порядок, у видов которого, однако, сохранились некоторые примитивные признаки, сближающие их с представителями порядков лютиковых и маковых. Вероятно, имеют общее происхождение с маковыми. Многолетние болотные насекомоядные травы с прикорневой розеткой особых кувшинчатых или трубчатых ловчих листьев, снабженных специализированными железистыми волосками, служащими для ловли мелких животных. Членики сосудов с лестничной перфорацией. Цветки одиночные или реже в кистях, обоеполые, большие, спироциклические. Околоцветник двойной, из 3—6 часто окрашенных чашелистиков и 5 лепестков, реже цветки безлепестные. Тычинки многочисленные. Пыльцевые зерна 3—9-бороздно-поровые, сходные с пыльцевыми зернами некоторых лютиковых и маковых. Гинецей паракарпный, из 5 или реже 3 плодолистиков; завязь верхняя, разделенная вдающимися внутрь плацентами на 5 или 3 гнезда, с многочисленными семязачатками. Семязачатки анатропные, унитегмальные, тенуинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный. Семена многочисленные, мелкие, с маленьким линейным зародышем и обильным мясистым эндоспермом.

Семейство саррацениевые.

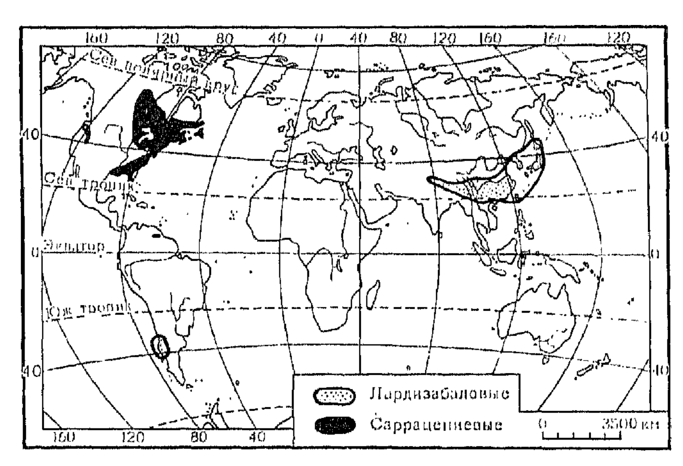
ПОРЯДОК ЛЮТИКОВЫЕ (RANUNCULALES)

СЕМЕЙСТВО ЛАРДИЗАБАЛОВЫЕ (LARDIZABALACEAE)

Лардизабаловые — относительно самое примитивное семейство в порядке лютиковых. Но, как это обычно бывает, оно примитивно далеко не по всем признакам, а по некоторым особенностям, напротив, довольно специализировано. В семействе 8 родов, не более 40 видов. Ареал семейства разорван и разделен на две очень неравные части (карта 10). Большинство родов распространено в Азии, где на западе вдоль Гималаев они доходят до Северо-Восточного Пакистана, а на востоке — до Японии, Корейского полуострова, островов Тайвань и Хайнань и Северного Вьетнама. Но два рода — *лардизабала* (Lardizabala, 2 вида) и *бокила* (Boquila, 1 вид) распространены в Центральном Чили.

Большинство лардизабаловых — вьющиеся кустарники с пальчатосложными листьями и только один род *декенея* (Decaisnea, 1—2 вида), распространенный от Восточных Гималаев до Центрального Китая, представляет собой прямостоячее древовидное растение (неветвистый или очень слабо ветвистый кустарник или деревце) с непарноперистыми листьями (рис. 93). Для листьев, как и для отдельных листочков, характерно наличие сочленений. Почки лардизабаловых покрыты двумя или многими гладкими почечными чешуями. Подобно близким к нему семействам, лардизабаловые характеризуются изолированными проводящими пучками, обычно отделенными друг от друга широкими, большей частью лигнифицированными первичными сердцевинными лучами. Членики сосудов, как правило, широкие или очень широкие, большей частью с простой перфорацией, но у декенеи членики сосудов обладают исключительно лестничной перфорацией, с немногими перекладинами. Немногочисленные лестничные перфорационные пластинки встречаются также у видов рода *хольбёллия* (Holboella), у которых, однако, преобладает простая перфорация. Несмотря на относительно высокую специализацию, ксилема лардизабаловых все же заметно примитивнее, чем у остальных представителей порядка.

Цветки лардизабаловых в пазушных кистях, редко одиночные, полигамные (декенея) или гораздо чаще функционально однополые и обычно однодомные (но двудомные у обоих чилийских родов), циклические, 3-членные, с коротким цветоложем (рис. 93). Чашелистиков 6 в 2 рядах или реже только 3 (восточноазиатский род *акебия* — Akebia, 5 видов), обычно ле-



Карта 10. Ареалы семейств лардизабаловых и саррацениевых.

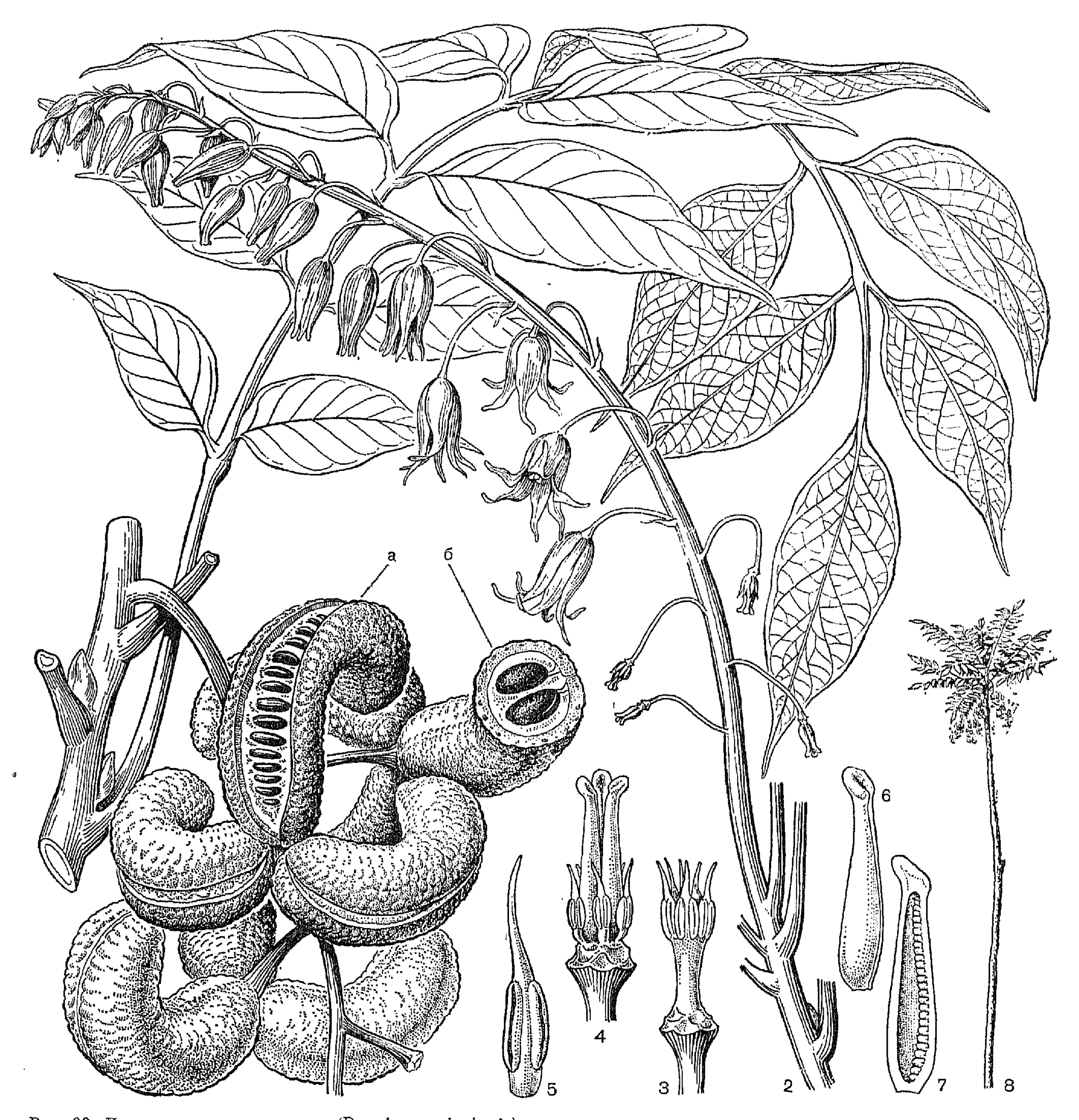


Рис. 93. Декенея замечательная (Decaisnea insignis):

1 — ветвь с плодами (*а* — раскрывшийся плодик, *б* — поперечный разрез плодика); *2* — соцветие; *3* — тычинки мужского цветка (околоцветник удален); *4* — андроцей и гинецей обоеполого цветка (околоцветник удален); *5* — тычинка обоеполого цветка; *6* — общий вид плодолистика; *7* — плодолистик в продольном разрезе; *8* — общий вид растения.

пестковидных. Некоторые роды (декенея, акебия и самый большой в семействе восточноазиатский род *стонтония* — Stauntonia, около 15 видов) полностью лишены лепестков, у остальных же родов лепестки хотя и имеются (6 в 2 рядах), но они меньших размеров, чем чашелистики, и превращены в нектарники.

У лардизабаловых имеются примитивные плоские тычинки с более или менее погруженными микроспорангиями, массивным связником

и ясно выраженным надсвязником (довольно длинным у декенеи), чем они заметно отличаются от остальных семейств порядка. Вместе с тем у большинства родов (за исключением хольбёллии, акебии и монотипного китайского рода *синофраншетии* - Sinofranchetia) функционирующие тычинки (но не стаминодии) срослись в колонку, что уже является признаком довольно высокой специализации. Пыльники свободные, расположены с наружной стороны и раскрываются продольными щелями. Тычинок в каждом мужском цветке и соответственно стаминодиев в каждом женском цветке по 6. Пыльцевые зерна трехбороздные, с зернистой пленкой борозды.

Другой интересной особенностью лардизабаловых является строение плодолистиков. Гинецей состоит обычно из 3, реже до 12 (акебия) свободных плодолистиков. В морфологии плодолистиков много общего с плодолистиками примитивных семейств из порядка магнолиевых. Плодолистики с более или менее ясно выраженной ножкой и с сидячим или почти сидячим косым желобчатым рыльцем. Более того, они кондупликатные и во время цветения их тесно сближенные брюшные поверхности образуют открытую щель (еще не сросшиеся) и густо покрыты удлиненными и несколько булавовидными волосками, которые продолжаются и внутрь самой завязи. Все эти волоски несут секреторную функцию и, по всей видимости, играют существенную роль в прорастании пыльцевых зерен и в прохождении пыльцевой трубки. На хорошо выраженных рыльцевых гребнях эти секреторные волоски выделяют каплю липкой жидкости, которая воспринимает пыльцу и стимулирует ее прорастание. Внутри завязи они также выделяют жидкость и способствуют прохождению пыльцевой трубки к семязачаткам. Во всем этом мы находим много общего с примитивными плодолистиками типа дегенерии, от которых плодолистики лардизабаловых отличаются лишь сокращением рыльцевой поверхности (рыльце здесь косое, но уже не низбегающее).

Семязачатки у лардизабаловых многочисленные и расположены не по краям плодолистика, а на его внутренней поверхности. Они сидят или двумя рядами вдоль краев плодолистика (декенея, синофраншетия, бокила), или же разбросаны по всей внутренней поверхности, как у нимфейных. Семязачатки анатропные или ортотропные, редко кампилотропные (лардизабала).

К сожалению, о процессе опыления у лардизабаловых ничего не известно, но строение цветка указывает на энтомофилию, хотя не исключена и анемофилия, особенно у родов, лишенных нектарников.

Плодики лардизабаловых мясистые, с более или менее сочными плацентами. Они представляют собой разные стадии перехода от мясистой, сочной листовки типа листовки дегенерии, раскрывающейся при созревании вдоль брюшного шва (как у декенеи и акебии), к нераскрывающейся ягоде (как у хольбёллии). Семена с маленьким прямым зародышем и обильным мясистым эндоспермом.

Практическое значение лардизабаловых невелико, но плоды декенеи, акебии, хольбёллии и бокилы местное население употребляет в пищу. Кроме того, стебли *акебии пятерной* (Akebia quinata) употребляют в Китае для лечебных целей, а стебли бокилы и лардизабалы используют в Чили в качестве канатов. Среди лардизабаловых ряд красивых декоративных растений, в том числе декенея (по облику напоминающая аралию маньчжурскую), виды хольбёллии и стонтонии и акебия пятерная.

СЕМЕЙСТВО САРДЖЕНТОДОКСОВЫЕ (SARGENTODOXACEAE)

В этом семействе всего лишь 1 монотипный род *сарджентодокса* (Sargentodoxa), распространенный в континентальном Китае, Лаосе и Северном Вьетнаме. Как и большинство лардизабаловых, это вьющийся кустарник, произрастающий во влажных лесах. Листья у него опадающие, крупные, пальчатосложные, из 3 листочков, внешне похожие на листья фасоли (рис. 94). У молодых побегов наблюдаются переходы от цельных листьев к трехлисточковым. Почки с несколькими черепитчатыми чешуйками. Проводящая система стебля состоит из 4 изолированных крупных пучков, чередующихся с мелкими пучками. Членики сосудов от широких до очень широких, с простой перфорацией. Во флоэме содержатся крупные секреторные клетки с танниноносным содержимым.

В строении и расположении цветков сарджентодоксы много общего с лардизабаловыми, хотя есть и некоторые существенные различия (рис. 94). Цветки сарджентодоксы мелкие, в висячих пазушных кистях, двудомные и, в отличие от цветков лардизабаловых, спироциклические (примитивный признак). Чашелистиков 6, двурядных, лепестковидных, зеленовато-желтых. Лепестков 6, очень маленьких, чешуевидных, превращенных в нектарники. Мужские цветки с 6 тычинками, расположенными супротивно лепесткам, и рудиментарным гинецеем. Пыльники с коротким надсвязником, вскрывающиеся продольно, экстрорзные. Пыльцевые зерна двух-, трехбороздные, с мелкосетчатой поверхностью. Женские цветки с 6 стаминодиями и многочисленными свободными плодолисти-

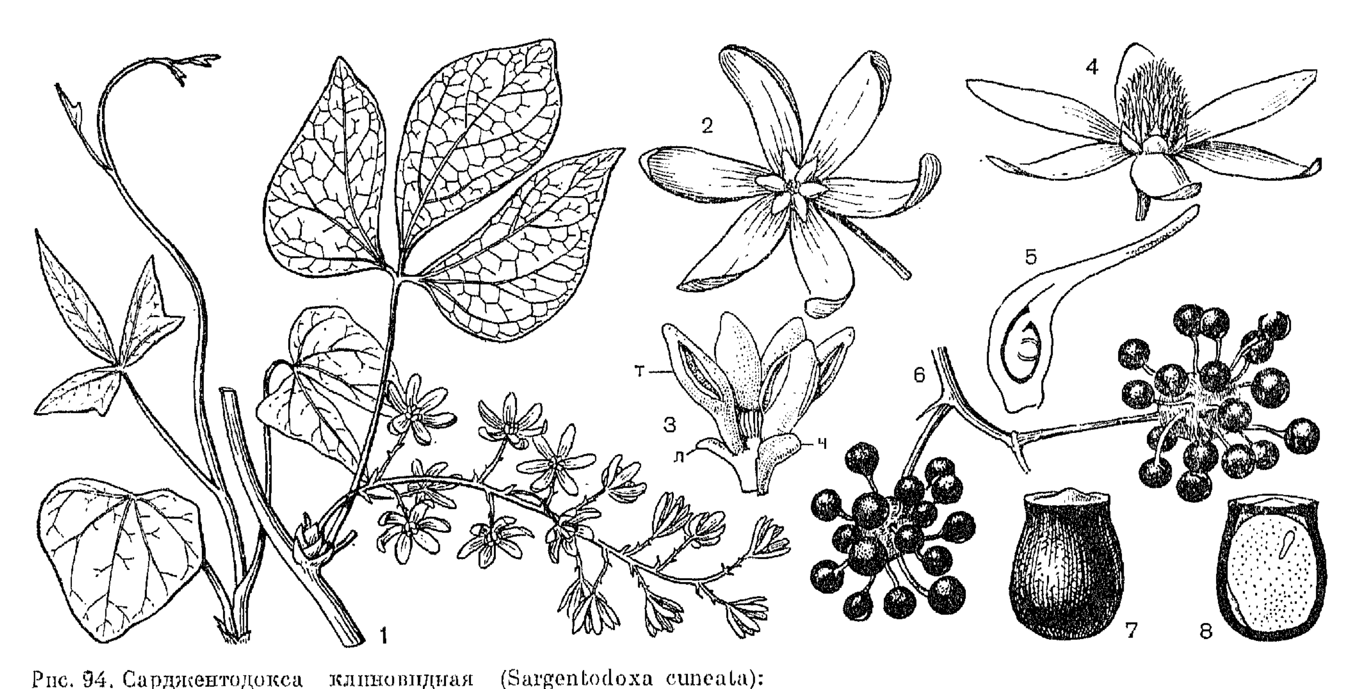


Рис. 94. Сарджентодокса клиновидная (Sargentodoxa cuneata):

1 — часть ветви с соцветием; *2* — мужской цветок; *3* — мужской цветок в продольном разрезе (*т* — тычинка, *л* — лепесток, *ч* — основание чашелистика); *4* — женский цветок; *5* — плодолистик в продольном разрезе; *6* — часть ветви с плодами; *7* — семя; *8* — семя в продольном разрезе.

ками, расположенными спирально. Плодолистики сидят на продолговатом или шарообразном цветоложе и содержат по одному висячему семязачатку. Несмотря на то что строение гинецея у сарджентодоксовых в целом более примитивно, чем у лардизабаловых, и скорее сходно с лимонниковыми, сами плодолистики значительно более специализированные. Семязачатки гемитропные, позднее почти анатропные.

Данных об опылении сарджентодоксы нет, но наличие нектарников и лепестковидный характер чашелистиков говорят об энтомофилии.

Плод состоит из яйцевидного плодоложа, на котором сидят на ножках многочисленные, почти шаровидные, ягодообразные плодики. Семена с очень маленьким прямым зародышем и обильным эндоспермом.

СЕМЕЙСТВО ЛУНОСЕМЯННИКОВЫЕ (MENISPERMACEAE)

В состав знаменитого смертоносного яда для стрел кураре, приготавливаемого южноамериканскими индейцами, входит как основной компонент экстракт из коры *хондродендрона войлочного* (Chondrodendron tomentosum) и других видов этого рода, лиан влажного тропического леса Бразилии и Перу. Это растение содержит ядовитый алкалоид *д*-тубокурарин, вызывающий паралич скелетной мускулатуры. В числе растений, часто используемых индейцами различных племен для получения кураре,— виды *сциадотении* (Sciadotenia), *курареи* (Curarea), *телитоксикума* (Telitoxicum), *абуты* (Abuta) и *аномоспермума* (Anomospermum), обитатели дождевых тропических лесов бассейна реки Амазонки и ее притоков.

Все перечисленные выше растения являются представителями тропического семейства луносемянниковых. Корни, кора, плоды многих видов содержат горькие вещества и ядовитые, физиологически активные алкалоиды (берберин, коклаурин, тетрандрин, даурицин, *д*- и *л*-тубокурарины и др.). Многие из них — ценные лекарственные препараты или сильные яды. Неудивительно, что целый ряд видов луносемянниковых хорошо известен туземному населению тропических стран и широко применяется им для лечения тропических лихорадок, желудочно-кишечных заболеваний, как тонизирующие средства или в качестве противоядия при укусах ядовитых змей, а также используется для получения яда.

Подавляющее большинство луносемянниковых — вьющиеся кустарники; лишь немногие виды — прямостоячие кустарники или маленькие деревца (высотой не более 12 м) либо, напротив, многолетние травы, как *циссампелос овальнолистная* (Cissampelos ovalifolia, Южная Америка). Это вечнозеленые или листопадные растения, часто с окрашенным горьким соком. Древесные лианы, особенно характерные для луносемянниковых, достигают в длину 40 м. Они обвивают деревья или кустарники своими

влево вьющимися гибкими стволами, взбираясь на верхушки высоких деревьев тропического леса. К ним относятся *гипсерпа многотычинковая* (Hypserpa polyandra, Суматра, Сулавеси, Молуккские острова, Новая Гвинея, Соломоновы и Каролинские острова) и *кариомене бледно-оливковая* (Caryomene olivascens, Бразилия). Нередко лианы образуют воздушные корни, которые, свисая вниз часто с большой высоты, достигают почвы. У ряда лиан стебли уплощенные. Побеги и черешки листьев австралийской *стефании колючей* (Stephania aculeata) снабжены шипами. Другой вид этого рода — *стефания синецветковая* (S. cyanantha), произрастающий в горах Анголы на высоте до 2200 м над уровнем моря, замечателен суккулентными стеблями. Это растение было обнаружено на ветвях баобаба и описано как эпифитное. Стебли некоторых африканских лиан покрыты сильно опробковевшей корой. Корни луносемянниковых часто клубневидно утолщены. У африканского растения *лимациопсис лоангской* (Limaciopsis loangensis) клубни достигают в диаметре 50—60 см. Некоторые виды стефании, циссампелоса, *перикампилуса* (Pericampylus), а также виды *луносемянника* (Menispermum) — травянистые или полудеревянистые вьющиеся растения, у которых происходит частичное или полное отмирание всей надземной части. Виды африканского рода *диоскореофиллум* (Dioscoreophyllum) своим обликом напоминают вьющиеся растения из семейства тыквенных. *Стефания травянистая* (Stephania herbacea, Центральный Китай) образует длинные, распростертые на земле побеги.

Сравнительно редки среди луносемянниковых прямостоячие кустарники, иногда не превышающие 50—60 см (циссампелос, Южная Америка), часто со слабыми, нуждающимися в поддержке вьющимися ветвями или же невысокие деревца. Это виды мадагаскарского рода *бурасайя* (Burasaia) и американского рода *гипербена* (Hyperbaena), растение Восточной и Юго-Восточной Азии *коккулус лавролистный* (Cocculus laurifolius) и гвинейско-конголезский *пениантус Зенкера* (Penianthus zenkeri). *Сфеноцентрум Джолли* (Sphenocentrum jollyanum, тропическая Африка), невысокий кустарник (высотой не более 1 м), с прямым неветвящимся стволом и собранными на верхушке листьями, напоминает миниатюрные «розеточные» деревца.

Листья луносемянниковых очередные, простые, редко тройчатые (бурасайя, *синтриандриум* — Syntriandrium), большей частью цельные, реже пальчатолопастные, почти всегда лишенные прилистников. Черешки обычно длинные, вздутые на обоих концах, иногда коленчато изогнутые. Листья разнообразны по форме и величине, длиной от 1—3 см у *антизомы капской* (Antizoma capensis) до 35 см у пениантуса Зенкера. У некоторых видов стефании, циссампелос, *ригиокарии* (Rhigiocarya) и других растений листья щитовидные. Жилкование обычно 3-нервное или пальчатонервное, редко перистонервное (*пикнаррена* — Pycnarrhena). На нижней поверхности листа в пазухах главных жилок иногда присутствуют доматии.

Паренхима листьев и стеблей многих луносемянниковых включает секреторные клетки или каналы, заполненные горьким соком. У видов *тиномисциума* (Tinomiscium) (*тиномисциум черешковый* — T. petiolare, *тиномисциум яванский* — T. javanicum и др.) во всех частях растения содержится гуттаперча. В стеблях, листьях и цветках имеется хорошо развитая система каналов, заполненных эластичным веществом. При повреждении коры, побегов или листьев отдельные фрагменты остаются соединенными друг с другом многочисленными тонкими нитями.

Проводящая система стебля составлена изолированными пучками, отделенными друг от друга широкими сердцевинными лучами. Членики сосудов исключительно с простой перфорацией. Очень обычен поликамбиальный тип вторичного роста (первоначальный слой вторичного камбия замещается другими, вторично образующимися его слоями, развивающимися в перицикле или коре).

Луносемянниковые — обычно двудомные растения с мелкими неярко окрашенными однополыми цветками в пазушных или надпазушных либо каулигенных (возникающих на безлистных ветвях или стволе) разнообразных верхоцветных соцветиях, редко цветки одиночные. Каулифлория, столь характерная для обитателей тропического леса, наблюдается также у многочисленных представителей этого семейства. Прицветники, обычно мелкие, остающиеся или опадающие, но у некоторых видов циссампелос они листовидные и разрастающиеся в женских соцветиях.

Цветки актиноморфные, редко асимметричные, циклические или очень редко спироциклические (со спиральной чашечкой), большей частью 3-членные, обычно с двумя кругами чашелистиков, лепестков и тычинок. Чашелистиков большей частью 6, реже 3 (редко 1 — в женских цветках циссампелос (рис. 95) и стефании или 2 — у антизомы) либо до 12 (у гипсерпы) или больше (до 24 у сциадотении), обычно свободных, черепитчатых, реже створчатых. Чашелистики внутреннего круга, как правило, крупнее чашелистиков наружного круга. Лепестков часто 3 или 6, иногда меньше (в жен-

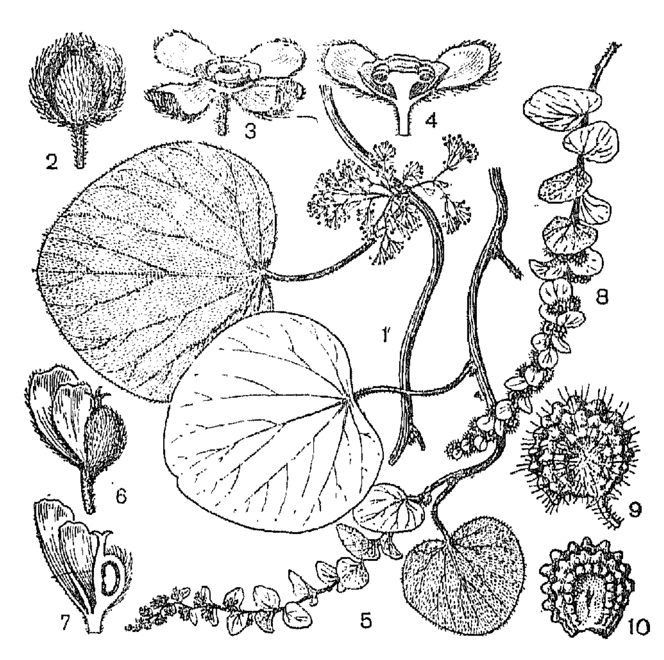


Рис. 95. Циссампелос парейра (Cissampelos pareira):
1 — общий вид растения с тычиночным соцветием; *2* — бутон мужского цветка; *3* — мужской цветок (видны чашелистики, сросшиеся в купулу лепестки и синандрий); *4* — продольный разрез мужского цветка; *5* — общий вид растения с женским соцветием (видны крупные листовидные прицветники); *6* — женский цветок (видны чашелистик, лепесток и плодолистик); *7* — продольный разрез женского цветка; *8* — плодоношение (видны листовидные прицветники); *9* — плод; *10* — скульптированный эндокарпий.

ских цветках циссампелос — 1, у стефании жилковатой и антизомы — 2), редко больше, иногда они отсутствуют (абута, диоскореофиллум, *каликокарпум* — Calycocarpum) или же редуцированы в купулу (в мужских цветках циссампелос). Лепестки часто мельче, чем чашелистики, они обычно свободные и черепитчатые. Тычинок 6, иногда 3, редко 2 или, наоборот, много (до 40 у гиперсперы многотычинковой и до 55 у *анамирты коккулус* — Anamirta cocculus), супротивных лепесткам и тогда в равном с ними числе. Тычинки свободные или более или менее сросшиеся нитями, иногда полностью сросшиеся в колонку (синандрий). Пыльники короткие, вскрывающиеся продольной или реже поперечной щелью, интрорзные, редко экстрорзные. У тычинок, сросшихся в синандрий, кольцевидно расположенные по краю пыльники вскрываются общей круговой щелью. У монотипного рода *диалитека* (Dialytheca) из экваториальной Африки тычинки с толстым треугольным связником и широко раздвинутыми теками. У хондродендрона связник, продолжаясь, образует выше пыльников надсвязник. Оболочка пыльцевых зерен обычно трехбороздно-поровая или трехбороздная (у *тилиакоры* — Tiliacora и *дисцифании* — Disciphania безапертурная), в большинстве случаев с сетчатой экзиной, часто с бахромчатыми краями борозды.

В мужских и женских цветках обычно имеются соответственно рудиментарный гинецей или стаминодии.

Гинецей апокарпный; плодолистиков обычно 3, реже 6, редко больше (30—34 у *тилиакоры Клайне* — Tiliacora klaineana и 50—60 у *триклисии сетчатолистной* — Triclisia dictyophylla), иногда 1 (циссампелос, стефания, некоторые виды гиперсперы), в одном или нескольких кругах. Рыльце сидячее или чаще на очень коротком столбике, головчатое или дисковидное, цельное или лопастное. В каждом плодолистике по 2 висячих семязачатка, из которых один абортируется. Семязачатки гемитропные, обычно битегмальные, реже унитегмальные.

Плоды луносемянниковых — многокостянки или реже многоорешки. Плодики обычно ярко окрашенные, округлые, эллиптические, яйцевидные или грушевидные, сидячие или на ножках, которые у видов сциадотении могут быть длиной до 2 см. Они образованы разрастанием гинофора или базальной перетяжкой костянки. Плодики обычно более или менее серповидно изогнутые, с рубцом столбика вблизи основания благодаря эксцентричному росту плодолистика на его дорсальной стороне или реже почти на верхушке. Иногда костянки и семена прямые (*арканrелисия* — Arcangelisia, тиномисциум, *тиноспора* — Tinospora, *парабена* — Parabaena и др.).

Костянки состоят из перепончатого или кожистого экзокарпия, гладкого или густо опушенного, сочного мезокарпия и каменистого или кожистого эндокарпия, который часто подковообразно изогнут или скульптирован на наружной поверхности разнообразными выростами — ребрами, гребнями, бугорками или шипами, реже гладкий (каликокарпум, пикнаррена, виды трибы косциниевых). На внутренней стороне эндокарпий нередко снабжен полусферическим, пластинчатым или перегородчатым плацентарным наростом, вдающимся в полость плода, вокруг которого изгибается семя, заполняя все свободное пространство. Это своеобразное расширение плаценты, обозначаемое как кондилус (от греч. condylus — кулак), играет важную роль в развитии эндокарпия и семени, определяя их форму. Семена часто серповидно изогнутые, с чем и связано название этого семейства (от греч. mēn — полумесяц, серп и sperma — семя). Они обычно с крупным и изогнутым зародышем и с простым или руминированным (как у арканrелисии или аномоспермума) эндоспермом или без эндосперма (пикнаррена, стефания, *пахигоне* — Pachygone и др.). У монотипного мадагаскарского рода *спироспермум* (Spirospermum) семя

и развивающийся зародыш спирально свернуты. Семядоли толстые и почти полуцилиндрические или плоские и листовидные, иногда неравные.

Семейство луносемянниковых — одно из самых больших в порядке — включает около 70 родов и до 450 видов, широко распространенных во всех тропических и отчасти субтропических странах Старого и Нового Света, лишь немногие представители заходят в умеренные области северного и южного полушария. Луносемянниковые особенно обильны в Юго-Восточной Азии, тропической Африке и Южной Америке (карта 11). Дальше всех на север распространены виды небольшого рода луносемянник, ареал которого указывает на древние флористические связи атлантической Северной Америки и Восточной Азии. *Луносемянник канадский* (Menispermum canadense) встречается от Южной Канады до Северной Флориды и в Мексике. *Луносемянник даурский*, или *даурский плющ* (M. dahuricum),— единственный представитель этого семейства во флоре СССР — произрастает в долинах рек, на осыпях и галечниках, в зарослях кустарников, на приречных лугах в Восточной Сибири (на западе до Минусинска), в Забайкалье и Приамурье и далее на северо-востоке Монголии, в Северо-Восточном Китае, Корее и Японии. Северную границу распространения луносемянниковых в Африке и Западной Азии образует *коккулус висячий* (Cocculus pendulus), встречающийся от островов Зеленого Мыса, Сенегала, Южного Алжира до Египта, Палестины, Аравийского полуострова, Ирана, Афганистана и Индии. Ареал луносемянниковых на юге доходит до Северной Аргентины и Уругвая, Южной Африки и Юго-Восточной Австралии.

Наиболее широко распространенный род луносемянниковых циссампелос включает 19 видов (один из которых — *циссампелос парейра* — Cissampelos pareira — является пантропическим), встречающихся в тропических и субтропических областях Америки, Африки, Азии и на островах Океании (рис. 95). Общим для обоих полушарий является также коккулус, 6 видов которого сосредоточено в Старом Свете и лишь 2 вида произрастают в атлантической Северной Америке (*коккулус каролинский* — Cocculus carolinus, рис. 96) и в Мексике (*коккулус разнолистный* — C. diversifolius). Многие роды луносемянниковых являются монотипными или олиготипными и имеют узколокализованную область распространения.

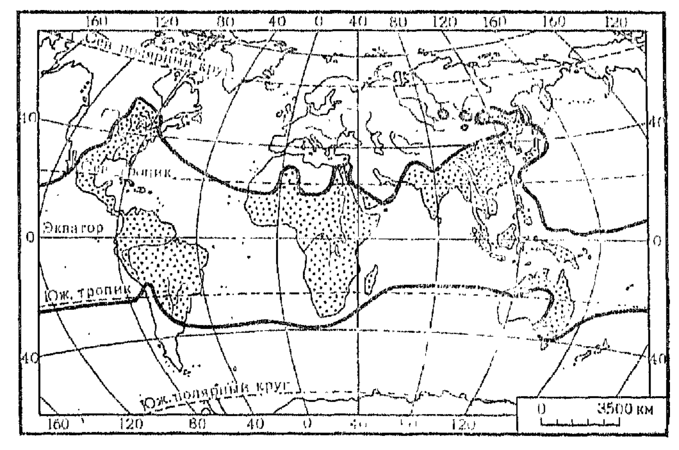
Большинство представителей этого семейства сосредоточено в странах Старого Света. Около 30 родов известно в Азии и на островах Океании. Наиболее распространенный и богатый видами (40) род Старого Света — стефания — произрастает в субтропической и тропической Азии, в тропической и Южной Африке, на островах Океании и в Восточной Австралии.

Из 70 родов луносемянниковых всего лишь 18 имеют своих представителей в Новом Свете. Наибольшее их разнообразие наблюдается в бассейне реки Амазонки. Самый крупный род луносемянниковых Нового Света — абута — включает 30 видов, распространенных от Мексики до Южной Америки. Монотипный род каликокарпум эндемичен для атлантической Северной Америки.

Большинство видов луносемянниковых — обитатели влажных низинных и горных тропических и субтропических лесов. Они растут главным образом в подлеске и в нижнем древесном ярусе, реже лианы достигают вершин крупных деревьев тропического леса, образующих его полог. Луносемянниковые предпочитают влажные, затененные местообитания, берега рек и ручьев. Они обычны в приречных лесах, в заболоченных лесах, в зонах, затопляемых водой, или на болоте. Луносемянниковые поднимаются в горы иногда на значительную высоту — до 3500 м над уровнем моря в Африке (*стефания абиссинская* — Stephania abyssinica).

Лишь немногие виды приспособились к жизни в условиях сезонного климата с периодической сменой влажного и сухого сезона или к произрастанию в областях с холодным климатом умеренной зоны (луносемянник). Многие виды тиноспоровых (Tinosporeae), циссампелос и стефании сбрасывают листву в сухое время года. Периодический листопад наблюдается также у каликокарпума и коккулуса, растений зимнехолодных областей Северной Америки. У видов луносемянника происходит ежегодное отмирание всей надземной части растений.

Гораздо реже луносемянниковые встречаются в сухих тропических лесах и редколесьях,



Карта 11. Ареал семейства луносемянниковых.

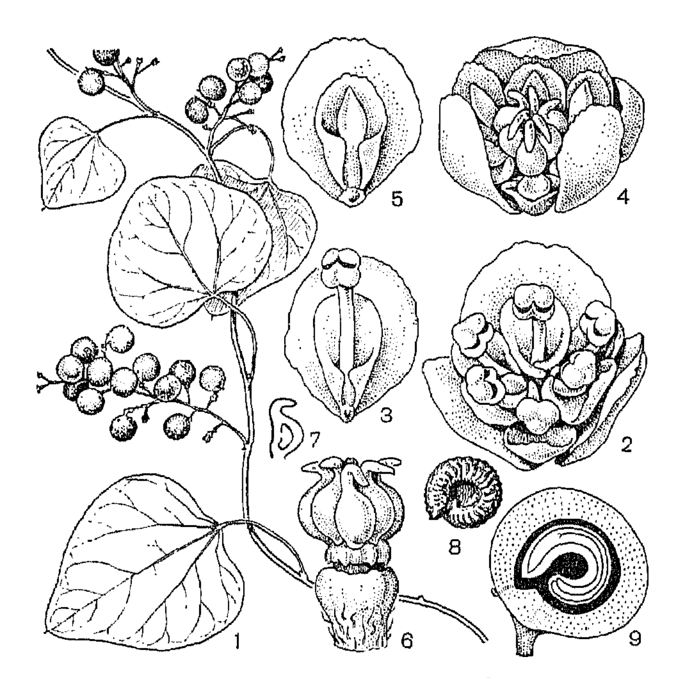


Рис. 96. Коккулус каролинский (Cocculus carolinus):
1 — общий вид растении с плодами; *2* — мужской цветок (видны внутренний круг чашелистиков, два круга лепестков и тычинок); *3* — внутренний чашелистик, лепесток и тычинка; *4* — женский цветок (видны внутренние чашелистики, два круга лепестков, стаминодии и плодолистики); *5* — внутренний чашелистик, лепесток и стаминодий; *6* — женский цветок (околоцветник и стаминодии удалены); *7* — продольный разрез завязи; *8* — скульптированный эндокарпий; *9* — продольный разрез плодика.

Рис. 97. Коккулус Балфура (Cocculus balfourii):
1 — побег с кладодиями и листьями; *2* — фрагмент цветущего растения; *3* — мужской цветок; *4* — кладодий с плодами; *5* — плодик; *6* — эндокарпий (вид сбоку).

зарослях вечнозеленых жестколистных кустарников, в саваннах и грассландах Африки, в сухих кампосах Гвианы, Центральной Бразилии и Парагвая и даже в полупустынях и пустынях. Коккулус висячий — замечательное растение аридных областей северной части тропической Африки и Западной Азии, вечнозеленый вьющийся кустарник с тонкими, длинными, свисающими ветвями, возникающими из довольно толстого ствола, и мелкими сизовато-зелеными листьями с короткими черешками — встречается в Аравийской и Нубийской пустынях, в аридных районах Южной Сахары, Палестины и Аравийского полуострова, Южного Ирана, Афганистана и Индии. Коккулус обвивает деревья акаций и тамаринда (Tamarindus), свисая вниз, подобно ветвям плакучей ивы, или же вьется на вертикальных скалах. В Аравийской пустыне распростертые по земле тонкие, гибкие, скудно облиственные ветви коккулуса (3—4 м длиной) можно встретить в вадях, пересохших руслах рек, в которых иногда скапливается проточная вода, и в расщелинах скал. Мощно развитый толстый корень проникает глубоко в почву. Листья, возникающие весной во время дождей, более крупные, тонкие и голые, отличаются от малочисленных летних листьев, более приспособленных к перенесению засухи, с сильно развитой палисадной тканью, покрытых толстой кутикулой. В период продолжительной засухи при слабом облиствении побегов ассимиляция осуществляется преимущественно стеблями.

Замечателен своей приспособленностью к аридному климату и *коккулус Балфура* (Cocculus balfourii) —эндемичное растение острова Сокотра (рис. 97). Этот сильно ветвистый колючий кустарник высотой 0,6—1,2 м по внешнему виду имеет поразительное сходство с коллетией крестообразной (Colletia cruciata, семейство крушиновых) — причудливым растением сухих и каменистых склонов гор Южной Бразилии и Уругвая. Безлистные боковые побеги видоизменены в кладодии, мечевидно или серповидно изогнутые, колючие на верхушке. На них возникают цветки и плоды. Мелкие, с короткими черешками листья опадают рано, и ассимиляция осуществляется расширенными побегами. Это растение произрастает в горном массиве Ха-Гехер в зарослях ксерофильных вечнозеленых кустарников на высоте 500—900 м над уровнем моря вместе с эндемичными для Сокотры видами цефалокротонопсиса (Cephalocrotonopsis socotranus), фикуса (Ficus socotrana), молочая (Euphorbia socotrana) и других растений.

Заслуживает упоминания эндемичный для Южной и Юго-Западной Африки род антизома. Он включает 5 видов невысоких кустарников

или полукустарников, иногда вьющихся, часто распростертых или почти прямостоячих, с мелкими (длиной 1—3 см) листьями. Для этих растений, произрастающих в засушливых местообитаниях Капской области, характерно образование укороченных побегов, значительное уменьшение пластинки листа и черешка, сильно сокращенные междоузлия, редукция соцветия. У многих видов антизомы основания черешков опадающих листьев главных осей сохраняются и иногда утолщаются в шип в основании пазушного побега. Крошечные женские цветки, одиночные или расположенные по 2 на очень коротких цветоножках, имеют 2 чашелистика, 2 мясистых лепестка и 1 плодолистик; мужские цветки, собранные в верхоцветные соцветия, с 4 чашелистиками и 4 лепестками, образующими блюдцевидный венчик, и с 4 — 10-гнездным синандрием.

Луносемянниковые растут на скалах, каменистых и песчаных сухих почвах, вулканических базальтах и известняках, песках или богатых аллювиальных почвах. Иногда их можно встретить на морских побережьях в сухих прибрежных лесах и зарослях кустарников, на засоленных песках (коккулус лавролистный), на известняковых террасах, заливаемых морской водой (*коккулус округлый* — Cocculus orbiculatus), и даже в мангровых болотах (гиперба многотычинковая).

Некоторые представители этого семейства обычны во вторичных лесах, в живых изгородях (циссампелос парейра), в зарослях аланг-аланга (Imperata cylindrica), на пастбищах, а также вдоль дорог и на вырубках.

Биология этих замечательных растений почти совсем не изучена. До сих пор неизвестно, например, как происходит опыление у луносемянниковых. Строение цветков, а также каулифлория, широко распространенная в семействе, очевидно, указывают на энтомофилию, хотя в литературе нет никаких сведений о посещении цветков этих растений насекомыми. Цветки луносемянниковых очень мелкие, обычно не более 2 мм (у *циклеи мощной* — Cyclea robusta около 1 мм), и часто невзрачные — зеленоватые, желтые или белые, оранжевые, редко темно-пурпурные (стефания абиссинская) или голубые (стефания синецветковая). Однако у многих растений они собраны в крупные и сильно разветвленные соцветия, которые нередко достигают 50—60 см, а у африканского *синтриандриума Пройса* (Syntriandrium preussii) могут доходить в длину до 1,5 м. У ряда видов цветки душистые, с приятным медовым ароматом (у *пахигоны пахучей* — Pachygone odorifera), очевидно привлекающим насекомых. Африканское растение *циссампелос тонкая* (Cissampelos tenuipes) издает, напротив, неприятный запах хлора. Цветки коккулуса лавролистного раскрываются обычно ночью. Цветение длится 2—3 дня. Более 90% завязей осыпается.

Красные, желтые, оранжевые, белые, голубые или черные сочные костянки луносемянниковых, несомненно, привлекательны для животных, которые, питаясь ими, распространяют семена. Плодики большей частью мелкие (у некоторых коккулусовых и циссампеловых диаметром 0,5 см) или средней величины, тогда как у *макрококкулуса яблоконосного* (Macrococculus pomiferus), эндемичного для Новой Гвинеи, их длина доходит до 10 см. Птицы охотно поедают сочные костянки *циклеи рыхлоцветковой* (Cyclea laxiflora) и циссампелоса парейра. Семена североамериканского коккулуса каролинского распространяются птицами тираннами (из семейства Tirannidae). Крупные плодики макрококкулуса и *хленандры яйцевидной* (Chlaenandra ovata) жадно поедают казуары, обитающие в густых тропических лесах Новой Гвинеи и островов Ару. Циветты (виверры, семейство виверровых — Viverridae) и птицы питаются оранжево-красными костянками *фибраурен бледно-зеленой* (Fibraurea chloroleuca) в тропической Азии. Семена *лимации лазящей* (Limacia scandens) обнаружены в экскрементах малайской пальмовой циветты, или обычного музанга. Сочные стебли *тиноспоры сердцелистной* (Tinospora cordifolia) — любимая пища индийских слонов.

У южноамериканского растения *дисцифании Эрнста* (Disciphania ernstii) описано партеногенетическое образование плодов (без оплодотворения).

Все представители луносемянниковых относятся к 8 трибам, которые выделены на основании строения эндокарпия и семян. Три самые крупные трибы — триклисиевые (Triclisieae), тиноспоровые (Tinosporeae) и луносемянниковые (Menispermeae, или Cocculeae) — охватывают свыше 80% родов и видов этого семейства. Представители этих триб распространены в тропических и субтропических (редко в умеренных) областях обоих полушарий. Среди важнейших родов этих триб можно назвать триклисию, тилиакору, хондродендрон (триклисиевые), тиноспору и ятеоризу (тиноспоровые), луносемянник, коккулус, стефанию и циссампелос (луносемянниковые). Триба фибрауреевых (Fibraureae), включающая роды тиномисциум, фибраурею и бурасайю, и триба косциниевых (Coscinieae, или Anamirteae) с 3 индо-малезийскими родами (анамирта, *косциниум* — Coscinium и арканжелисия) приурочены к Старому Свету, тогда как триба аномоспермовых (Anomospermeae), охватывающая 6 родов, важнейшие из которых аномоспермум

и абута, и триба гипербеновых (Hyperbaeneae, род гипербена) ограничены тропической Америкой. И наконец, триба пениантовых (Peniantheae) с 2 родами прямостоячих кустарников пениантус и сфеноцентрум эндемична для Западной и Центральной Африки.

Сладкие плоды дисцифании Эрнста, *бурасайи мадагаскарской* (Burasaia madagascariensis) местное население употребляет в пищу. В костянках *диоскореофиллума Каминса* (Dioscoreophyllum cumminsii, Африка) содержится очень сладкое вещество монеллин, которое в 3000 раз слаще сахара. Зрелые плоды коккулуса висячего арабы используют для приготовления алкогольного напитка. Это растение известно людям с глубокой древности, оно было обнаружено в египетских гробницах фараонов. Плоды и семена большинства видов, однако, горькие и ядовитые, и нередко туземцы используют их в качестве яда для рыбы, яда для птиц и крупного рогатого скота или для уничтожения паразитов.

К этому семейству принадлежит немало растений, обладающих целебными свойствами и издавна используемых в народной медицине. Это, например, тиноспора сердцелистная, или «Gulancha», индусов (Индия, Шри-Ланка),— хорошо известное с древних времен в индийской медицине лекарственное растение. Корни, стебли, листья, водный экстракт лианы — ценное противолихорадочное средство, «хинин индусов».

Важнейшее лекарственное растение *ятеориза пальчатая* (Jateorhiza palmata) — травянистая или полудеревянистая лиана влажного тропического леса Восточной Африки с крупными 5-лопастными листьями. Утолщенные боковые корни (Radix columba) издавна используют в медицине как сильную горечь при желудочных заболеваниях. Само название этого небольшого африканского рода происходит от греческих слов iatos — лечебный, целебный и rhiza — корень. Корни содержат 2—3% алкалоидов, близких к берберину. Главный из них — пальматин. В Мозамбике корни ятеоризы — важнейшая статья торговли. Это растение культивируется в Восточной Африке, на Мадагаскаре, в Шри-Ланке и Бразилии. Впервые оно стало известно из Коломбо (Шри-Ланка), куда было завезено с восточного побережья Африки.

Косциниум продырявленный (Coscinium fenestratum) называют в Европе ложной калумбой. Корни этой лианы используют в Индо-Малезии как горькое тонизирующее желудочное средство. Древесина — источник желтой краски, а экстракт коры — составная часть стрельного яда. Широко применяется в народной медицине Востока коккулус лавролистный, вечнозеленый кустарник или невысокое деревце с красивой блестящей яркой листвой. Его можно встретить в культуре в садах и парках Черноморского побережья Кавказа и в Крыму. Это растение содержит более 10 алкалоидов. Коккулин и коклаурин имеют курареподобные свойства, а бискоклаурин оказывает тормозящее действие на развитие туберкулезных палочек.

Стефания голая (Stephania glabra) — древесная лиана с щитковидными листьями, родина которой Китай, Япония, Вьетнам, Бирма и Индия, культивируется в нашей стране как лекарственное растение. В СССР предложен препарат гиндарин, представляющий собой гидрохлорид алкалоида, выделенного из клубней стефании. Это высокоэффективное успокаивающее средство при лечении нервных заболеваний. Крупные клубни, диаметром 40—50 см, содержат до 8% алкалоидов, главный из которых ротундин. Это растение широко применяют в китайской, вьетнамской и индийской медицине.

Широко известное растение тропической Азии — анамирта коккулус — единственный вид монотипного рода анамирта. Ядовитые семена используют в Индии как рыбный яд. Они содержат около 1,5% пикротоксина, вызывающего судороги и применяемого в медицине при лечении шизофрении и в качестве эффективного противоядия при отравлении барбитуратами. Плоды этого растения были известны в Европе по крайней мере с XVI в. под названием Cocculus indicus, «Fructus cocculi», их доставляли через Александрию и города Среднего Востока. Корни и стебли анамирты — противолихорадочное средство, а также источник желтой краски. Экстракт коры — составная часть стрельного яда.

Немало растений туземцы тропических стран применяют для получения стрельного яда, используемого для охоты на животных. В этом отношении особенно замечательны виды рода хондродендрон, экстракты тканей которых входят в состав кураре, приготавливаемого индейцами Южной Америки. В настоящее время получена соль алкалоида из корней и побегов хондродендрона войлочного тубо-курарипхлорид, применяемый для наркоза при операциях, при лечении нервных заболеваний, сопровождаемых судорогами, в психиатрии и т. д. Два других вида этого рода — *хондродендрон плосколистный* (Chondrodendron platyphyllum) и *хондродендрон мелколистный* (C. microphyllum), известные как настоящая «Pareira brava», также применяют в медицине. «Ложной pareira brava» называют циссампелос парейра — единственный пантропический вид семейства. Горький корень этого растения

применяют в народной медицине тропических стран, главным образом как мочегонное средство и как противоядие от укусов ядовитых змей. В этом растении содержится около 20 алкалоидов, в том числе циссампареин, берберин, а также *л*-курин, *d*-изохондродендрин, имеющие курареподобные свойства.

Многие представители этого семейства очень декоративны. Известны в культуре виды стефании, коккулуса, циссампелос, *синомениума* (Sinomenium acutum) и луносемянника. Луносемянник даурский, многолетняя лиана с травянистым стеблем, культивируется от Ленинграда и Эстонии до Южного берега Крыма. Это зимостойкое растение довольно обычно в садах и парках Западной Европы и Америки.

СЕМЕЙСТВО БАРБАРИСОВЫЕ (BERBERIDACEAE)

Семейство барбарисовых включает 14 родов и около 650 видов, распространенных преимущественно в умеренных и субтропических областях северного полушария. Лишь род *барбарис* (Berberis), насчитывающий около 500 видов, через Мексику и вдоль Анд достигает Магелланова пролива.

Среди барбарисовых имеются как древесные растения (кустарники или редко небольшие деревья), так и многолетние травы. По мнению известного американского ботаника Артура Имса (1961), которое подтверждается также сравнительно-анатомическими исследованиями Г. Г. Оганезовой (1974), древесные барбарисовые произошли от травянистых предков. Листья у барбарисовых простые или сложные. Характерно наличие в вегетативных органах различных алкалоидов, в особенности берберина. Цветки обычно в простых или сложных кистях, метелках или же одиночные, большей частью мелкие, актиноморфные, обоеполые, обычно циклические, 3-членные или реже 2-членные. Околоцветник дифференцирован на чашелистики и лепестки; редко околоцветник отсутствует (*ахлис* — Achlys). У большинства барбарисовых 1—2 внутренних круга околоцветника (собственно лепестки) снабжены в нижней части нектарниками. Тычинок 4—9 или реже 12—18, свободных, обычно в 2 кругах. У *подофилла* (Podophyllum) и *нандины* (Nandina) пыльники вскрываются продольными щелями, но у всех остальных родов они открываются кверху двумя маленькими клапанами. Пыльцевые зерна довольно разнообразного строения, но обычно трехбороздные или так называемого спиральнобороздного типа (барбарис и *магония* — Mahonia), редко безапертурные (*дифиллея* — Diphylleia). Гинецей состоит из одного плодолистика, но у подофилла, как отклонение от нормы, иногда встречаются цветки с несколькими плодолистиками, что можно рассматривать как явление атавизма. Плодолистик с более или менее расширенным верхушечным рыльцем, почти сидячим или на коротком столбике. В каждом плодолистике много или несколько семязачатков, иногда 2 семязачатка, а у ахлиса только 1 семязачаток. У большинства родов плод мясистый, ягодообразный (например, у барбариса), но у нескольких родов (например, у *леонтики* — Leontice) плоды сухие, коробочкообразные, а у рода ахлис плод представляет собой орешек. Семена с маленьким (у нандины крошечным) зародышем и обильным эндоспермом, у некоторых родов снабжены различной формы ариллусом.

Барбарис — самый большой и широко распространенный род в семействе барбарисовых. Виды барбариса встречаются в Северной Африке, в умеренных областях Евразии, в Северной, Центральной и Южной Америке. Барбарисы — вечнозеленые или листопадные кустарники, иногда маленькие деревья. Листья барбариса обычно описываются как простые, но так как у основания листа имеется сочленение, то правильнее считать их однолисточковыми сложными листьями, т. е. сложными листьями, редуцированными до одного конечного (непарного) листочка. На длинных побегах барбариса листья обычно превращены в 3—5-раздельные или простые колючки, в пазухах которых в тот же год развиваются укороченные побеги с нормальными зелеными листьями. Цветки в кистях на коротких боковых побегах. Два круга самых внутренних и более мелких лепестков несут каждый при основании пару крупных мясистых ярко-оранжевых нектарников. Тычинок 6, в 2 кругах. Еще в 1793 г. немецкий ботаник Карл Шпренгель наблюдал раздражимость основания тычиночных нитей у *барбариса обыкновенного* (Berberis vulgaris), из чего он сделал вывод, что это является приспособлением для самоопыления. Но, как показал много лет спустя Герман Мюллер (1873), в действительности раздражимость тычиночных нитей является приспособлением, способствующим перекрестному опылению. Дело происходит следующим образом. Как только цветок раскроется, клапаны пыльников также открываются, откидываясь вверх и в то же время поворачиваясь таким образом, что внутренняя сторона клапана с находящейся на ней пыльцой оказывается обращенной к центру цветка. На дне цветка накапливается много нектара, привлекающего пчел и шмелей. Прицепившись к поникшим цветкам, уже в момент прицепления опылители часто наступают на цветок передними ногами и касаются при этом тычинок. Когда же в поисках нектара они просовывают хоботок ко дну цветка, они неиз-

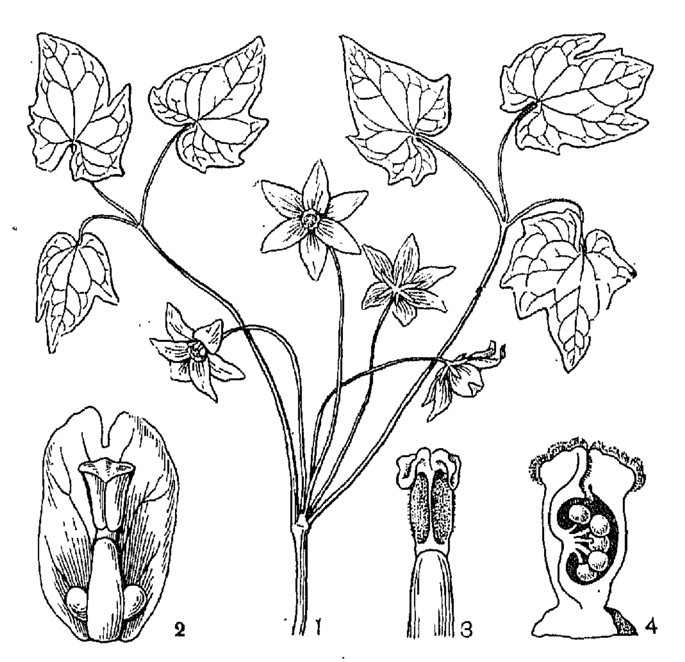


Рис. 98. Ранзания японская (Rhanzania japonica):
1 — часть растения с цветками; *2* — лепесток с тычинкой и нектарниками; *3* — зрелая тычинка с вскрывшимися пыльниками; *4* — продольный разрез гинецея.

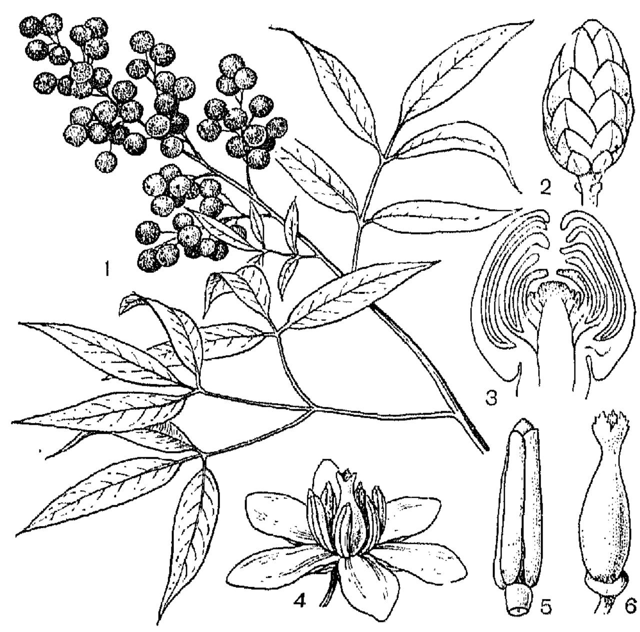


Рис. 99. Нандина домашняя (Nandina domestica):
1 — ветвь с плодами; *2* — бутон; *3* — бутон в продольном разрезе; *4* — цветок; *5* — тычинка; *6* — гинецей.

бежно касаются оснований тычинок. Как только хоботок коснется основания тычиночной нити, она внезапно подскакивает кверху и пыльник ударяет по насекомому, как правило, по голове, но пыльцой облепляется также и хоботок, проникавший к нектару, и передние ноги, наступавшие на внутренние части цветка. При посещении другого цветка насекомое оставляет часть пыльцы на липком крае дисковидного рыльца. Самоопыление затруднено благодаря тому, что пыльники и рыльце расположены на разном уровне. Однако если перекрестное опыление не произошло, то при увядании цветка клапаны пыльника в конце концов все же касаются рыльца и происходит самоопыление. Как указывает Мюллер, после получения удара пыльником в голову пчела уже больше не задерживается на этом цветке, но сразу же перелетает на другой. Однако шмели поступают несколько иначе и, несмотря на повторные удары в голову, могут вновь и вновь добывать нектар в одном и том же цветке и в таком случае легко может произойти самоопыление. Красные или черные плоды барбариса, как и сочные плоды других родов, распространяются эндозоохорно — птицами и различными млекопитающими.

К барбарису очень близок род магония, включающий около 110 видов, распространенных в субтропических и тропических областях Азии от Гималаев до Китая и Суматры и в Северной и Центральной Америке. В отличие от барбариса листья у магонии крупные, непарноперистые. Все магонии вечнозелены. Как строение цветка, так и механизм его опыления очень сходны с барбарисом.

Третьим древесным представителем семейства является японо-китайский род нандина (рис. 99) с единственным видом *нандина домашняя* (Nandina domestica). Это вечнозеленое маленькое деревце с неразветвленным или реже слабо разветвленным стволом и сложными, трояконеристыми или реже двояконеристыми листьями. Цветки многочисленные, в крупных верхушечных метелках. Для цветков нандины характерны многочисленные чашелистики, расположенные в очень сжатой спирали и постепенно переходящие в несколько более крупные белые лепестковидные члены, которые, по мнению немецкого ботаника Паула Хипко (1965), морфологически эквивалентны чашелистикам.

Все остальные барбарисовые — травянистые растения. Самый крупный из них — род *эпимедиум*, или *горянка* (Epimedium),— насчитывает более 20 видов, распространенных от Северной Африки и Южной Европы до Китая и Японии. Это растения тенистых и влажных, преимущественно горных лесов, с тонкими ветвистыми корневищами, перистыми листьями и 2-членными цветками. Лепестки в числе 4, плоские или чаще наверху с мешочками или шпорцами. Для цветков эпимедиума характерна протогиния.

Но после того как клапаны пыльников откидываются кверху и одновременно прикрывают собой рыльца, начинается тычиночная фаза. После этой фазы столбик удлиняется и рыльце, проходя между пыльниками, опыляется (запасное самоопыление). Плод эпимедиума сухой, раскрывающийся, с семенами, снабженными крупными ариллусами. Семена распространяются муравьями, которых привлекают богатые питательными веществами ариллусы.

К эпимедиуму близок род *ванкуверия* (Vancouveria), в котором всего 3 вида, распространенных на Тихоокеанском побережье Северной Америки от штата Вашингтон до Средней Калифорнии. В отличие от эпимедиума цветки ванкуверии 3-членные. Имеются и некоторые другие отличия. Но биология опыления, морфология плода и распространение семян муравьями сходны. Интересно, что у ванкуверии, особенно у *ванкуверии шеститычиночной* (V. hexandra), плоды часто раскрываются еще до созревания, что особенно характерно для *каулофилла*, или *стеблелиста* (Caulophyllum), и видов близких родов.

В Японии на острове Хонсю изредка в горных лесах встречается *ранзания японская* (Rhanzania japonica, рис. 98) — единственный вид рода ранзания. У ранзании ползучее ветвистое корневище, простой неветвистый стебель с 2 тройчатыми листьями и верхушечный пучок бледно-пурпурных поникающих цветков диаметром около 2,5 см. Плоды ягодообразные.

Из остальных травянистых барбарисовых следует прежде всего остановиться на упомянутом уже выше роде стеблелист (табл. 25), в который входят 2 вида. Один растет в Восточной Азии (в том числе в Приморье и на острове Сахалин), а другой — в северо-восточной части Северной Америки. Виды стеблелиста растут в тенистых лесах и являются типичными мирмекохорами. Мирмекохором является и близкий к стеблелисту род *гимноспермиум*, или *голосемянник* (Gymnospermium), — мезофильное растение с клубневидными корневищами, произрастающее в лесах и кустарниках (табл. 25). Как показывает название, плоды у гимноспермиума раскрываются до созревания листьев. В роде 6 видов, распространенных от Греции до Северной Кореи. К гимноспермиуму очень близок также евразиатский и преимущественно пустынный род леонтика, в котором 4 вида. В отличие от гимноспермиума семена леонтики лишены ариллуса и поэтому для муравьев не представляют интереса. Но пузыревидно вздутые сухие и более или менее шаровидные плоды леонтики распространяются ветром. Особенно хорошо выражена анемохория у среднеазиатской *леонтики сомнительной* (Leontice incerta), крупные пузыревидные плоды которой,

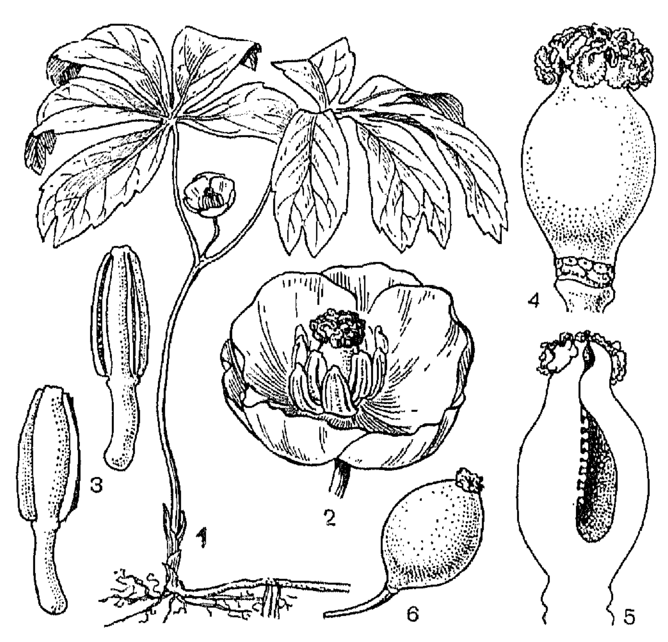


Рис. 100. Подофилл щитовидный (Podophyllum peltatum):

1 — общий вид растения с цветком; 2 — цветок; 3 — тычинки; 4 — гинецей; 5 — продольный разрез гинецея; 6 — плод.

достигающие в диаметре иногда 4,5 см, до полного созревания не раскрываются и легко переносятся ветром на большие расстояния. Кроме того, плодоносящее растение может легко отрываться у основания стебля и переноситься ветром наподобие перекати-поле. В пустынях Средней Азии это явление особенно хорошо выражено у *леонтики Эверсманна* (L. ewersmannii). Как и у гимноспермиума, корневища у леонтики клубневидные и у леонтики Эверсманна иногда достигают в диаметре 15 см.

В семействе барбарисовых несколько особняком стоят роды подофилл и дифиллея, или двулистник. У обоих этих родов лепестки без нектарников и плоды ягодообразные. В роде дифиллея 3 вида, произрастающих в горных лесах, из которых 2 вида распространены в Верхней Бирме, Китае, Японии и на островах Сахалин и Кунашир, а третий вид — на востоке Северной Америки. Как и у большинства барбарисовых, пыльники у дифиллеи открываются двумя клапанами. У подофилла же пыльники вскрываются продольными щелями, что наблюдается еще только у рода нандина. В роде подофилл около 10 видов, из которых 9 встречаются в Гималаях и в Восточной Азии, а 1 (*подофилл щитовидный* — Podophyllum peltatum, рис. 100) — на востоке Северной Америки. Виды подофилла — травы с длинным ползучим корневищем и 2 крупными длинночерешчатыми пальчатолопастными листьями и одним или несколькими обычно белыми поникающими цветками диа-

метром до 5 см. Плод подофилла крупный, ягодообразный, с многочисленными семенами. Каждое семя заключено в разросшуюся мясистую плаценту. Подофиллы растут в тенистых листопадных лесах. Опыление изучалось только у американского вида. Он опыляется двумя видами шмеля (Bombus affinis и B. vagans) и пчелой лазиоглоссум (Lasioglossum coriaceum).

Семейство барбарисовых очень неоднородно. Некоторые роды, особенно такие, как нандина, подофилл и дифиллея, отличаются от остальных родов барбарисовых по столь многим признакам, что ряд авторов предпочитает рассматривать их как представителей самостоятельных семейств. Однако многие черты сходства в строении цветка и анатомии вегетативных органов указывают на тесную связь всех родов, и поэтому большинство ботаников предпочитают рассматривать их в пределах одного семейства барбарисовых, ограничиваясь разделением последнего на несколько подсемейств. Чаще всего барбарисовые подразделяются на 2 подсемейства: собственно барбарисовые (Berberidoideae) и подофилловые (Podophylloideae). Но американский ботаник Роберт Торн (1974) предлагает более естественное деление на 4 подсемейства: нандиновые (Nandinoideae), барбарисовые (Berberidoideae), эпимедиевые (Epimedioideae) и подофилловые (Podophylloideae).

Подсемейство подофилловых стоит, вероятно, наиболее близко к истокам эволюции семейства барбарисовых. Оно включает 2 травянистых рода — подофилл и дифиллею. Листья у подофилловых простые, пальчатолопастные, 2-лопастные или 2-раздельные. Лепестки без нектарников. Пыльники вскрываются продольными щелями (подофилл) или двумя клапанами (дифиллея). Пыльцевые зерна трехбороздные, с бугорчатой поверхностью или безапертурные, с шипами на поверхности. Плоды ягодообразные. Основное число хромосом равно 6. Хромосомы крупные и длинные.

Все остальные травянистые барбарисовые входят в подсемейство эпимедиевых. В это подсемейство входят каулофилл, или стеблелист, гимноспермиум, леонтика, эпимедиум, ванкуверия, ранзания, *джефферсония* (Jeffersonia, 2 вида, один из которых растет в приатлантической Северной Америке, а другой — в Восточной Азии, в том числе в Приморье и Амурской области), *бонгардия* (Bongardia, монотипный род, распространенный от Восточного Средиземноморья до Средней Азии) и ахлис (2 вида, один распространен в Северной Америке, а другой — в Восточной Азии). Листья обычно сложные. Лепестки с нектарниками (у джефферсонии редуцированными); род ахлис лишен околоцветника и, следовательно, также не имеет нектарников. Пыльники у всех эпимедиевых вскрываются клапанами. Пыльцевые зерна трехбороздные, с сетчатой или струйчатой поверхностью. Плоды ягодообразные или чаще сухие, раскрывающиеся или редко нераскрывающиеся. Основные числа хромосом равны 6, 7 и 8. Хромосомы длинные. Подсемейство эпимедиевых не вполне однородно и делится на трибы, некоторые из них занимают довольно изолированное положение и в будущем, возможно, будут выделены в отдельные подсемейства. Так, роды стеблелист, гимноспермиум и леонтика заметно отличаются от остальных родов, в частности строением семенной кожуры, и уже предлагалось выделить их в отдельное подсемейство леонтиковых (Leonticoideae).

Древесные роды барбарисовых входят в два очень близких подсемейства — нандиновые и барбарисовые. Из двух этих подсемейств более примитивны нандиновые. В подсемейство нандиновых входит лишь род нандина. Листья нандины сложные, непарноперистые, с характерным сочленением у сегментов первого и второго порядка. Чашелистики многочисленные, но лепестки отсутствуют. Пыльники вскрываются продольными щелями, как у подофилла. Пыльцевые зерна трехбороздные, с ямчатой поверхностью. Основное число хромосом равно 10. Хромосомы мелкие. Серологические исследования немецкого ботаника У. Янсена (1973) показывают определенную связь нандины с подофилловыми.

В подсемейство барбарисовых входят два очень близких рода — магония и барбарис. В отличие от нандины барбарисовые имеют лепестки с нектарниками, а пыльники у них вскрываются двумя клапанами. Пыльцевые зерна с ямчатой поверхностью и с очень своеобразной апертурой спирально-бороздного типа. Основное число хромосом равно 14. Хромосомы мелкие. Серологически барбарисовые очень близки к нандиновым. Оба эти подсемейства происходят от травянистых форм, вероятнее всего от далеких предков подофилловых.

Среди барбарисовых немало полезных растений. Плоды многих из них находят применение в пищевой промышленности. Целые плантации *магонии Свасеи* (Mahonia swaseyi) выращивают в Техасе ради многочисленных мясистых приятнокислых плодов, которые служат ценным пищевым продуктом. Из этих желтовато-оранжевых ягод приготавливают концентрированные соки, вино, соусы, джемы, желе, изюм. Съедобны также плоды барбариса, они используются в кондитерской промышленности и в качестве приправы. Вполне съедобны и плоды подофилла, но листья и корни этого рода очень ядовиты. Клубни бонгардии богаты крахмалом и съедобны в сыром, вареном и печеном виде. Листья бонгардии, по вкусу на-

поминающие щавель, в Азербайджане употребляют как салат.

Многие представители семейства являются лекарственными растениями. В плодах барбарисов содержатся алкалоиды, витамины и дубильные вещества. Последние используются в лечебной практике как вяжущие средства.

Корни и корневища подофилла щитовидного являются сырьем для получения лекарственного препарата подофиллина, обладающего противоопухолевой активностью. В нашей стране подофиллин используется для лечения папилломатозов гортани и мочевого пузыря. Древесина барбарисов обладает своеобразным желтым цветом и декоративной текстурой, поэтому может быть ценным материалом при отделочных работах. Желтую краску издавна получали из древесины барбариса. Желтый цвет древесины барбариса и корней джефферсонии объясняется наличием в этих тканях берберина. Кроме берберина, характерного для всех барбарисовых, в растениях этого семейства обнаружено еще около 40 алкалоидов.

Многие барбарисовые известны как декоративные растения. Их культивировали в Европе еще в XIV—XV вв. Многие виды барбариса являются украшением садов и парков. Но в связи с тем, что на листьях многих видов барбариса и магонии образуется весеннее, или эцидиальное, плодоношение ржавчинного гриба (Puccinia graminis), который поражает хлебные злаки, посадки этих растений ограничены.

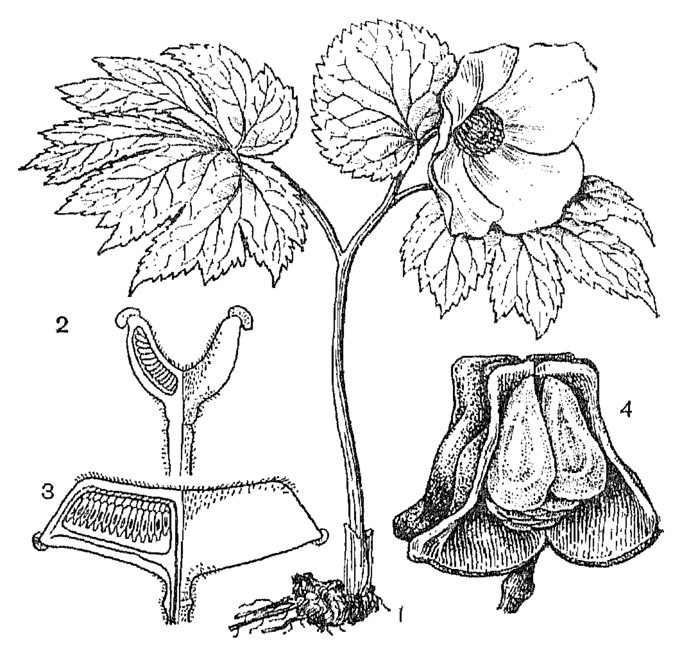


Рис. 101. Глауцидиум пальчатый (Glaucidium palmatum):

1 — общий вид растения; 2 — гинецей во время цветения; 3 — гинецей после цветения; 4 — плод.

СЕМЕЙСТВО ГЛАУЦИДИЕВЫЕ (GLAUCIDIACEAE)

Сюда входит 1 монотипный род *глауцидиум* (Glaucidium), распространенный в Северной и Центральной Японии (Хоккайдо и Северный и Западный Хонсю). Это многолетняя трава с мощным ползучим симподиальным корневищем, простым стеблем и 3—4 очередными крупными пальчатолопастными стеблевыми листьями (рис. 101). Членики сосудов с лестничной боковой поровостью и обычно с простой, но иногда с лестничной перфорацией. Цветки крупные, одиночные и верхушечные, обоеполые, спироциклические, безлепестные. Чашелистиков 4, крупных (шириной до 4 см и длиной до 5 см). Они лепестковидные, пурпуровые, иногда белые. Тычинки многочисленные (от 350 до 500), расположенные спиралью, развивающиеся в центробежной последовательности. Пыльники вскрываются продольно. Пыльцевые зерна трехбороздные, с мелкосетчатой поверхностью, пленка борозд зернистая. Одной из наиболее характерных особенностей глауцидиума является строение его гинецея, состоящего обычно из 2 плодолистиков (иногда только 1 плодолистик или их 3). Плодолистики у основания сросшиеся, с почти сидячими 2-лопастными рыльцами и многочисленными (15—20) семязачатками. Семязачатки с очень толстым интегументом. Крупные плодики глауцидиума представляют собой очень своеобразный тип листовки: они раскрываются как с брюшной, так и со спинной стороны, что необычно для представителей порядка лютиковых. Такой плод скорее напоминает боб, чем настоящую листовку. Семена крупные, уплощенные, снабженные широким крылом, образованным внешним интегументом. Зародыш очень маленький, а эндосперм обильный. Глауцидиум — насекомоопыляемое растение, но опылители неизвестны. Семена распространяются ветром.

Глауцидиум имеет много общего как с барбарисовыми, так и с лютиковыми. Поэтому некоторые ботаники включали его в барбарисовые, в то время как другие относили к лютиковым. Чаще всего это растение относили и некоторые ботаники продолжают относить к лютиковым, где ставят его рядом с американским родом гидрастис (Hydrastis). Но от лютиковых глауцидиум отличается центробежным развитием андроцея, строением гинецея и способом раскрывания плода, толстым интегументом и наличием глаупалола — вещества с кумариновым скелетом. У лютиковых кумарины не найдены. С другой стороны, у глауцидиума нет алкалоидов.

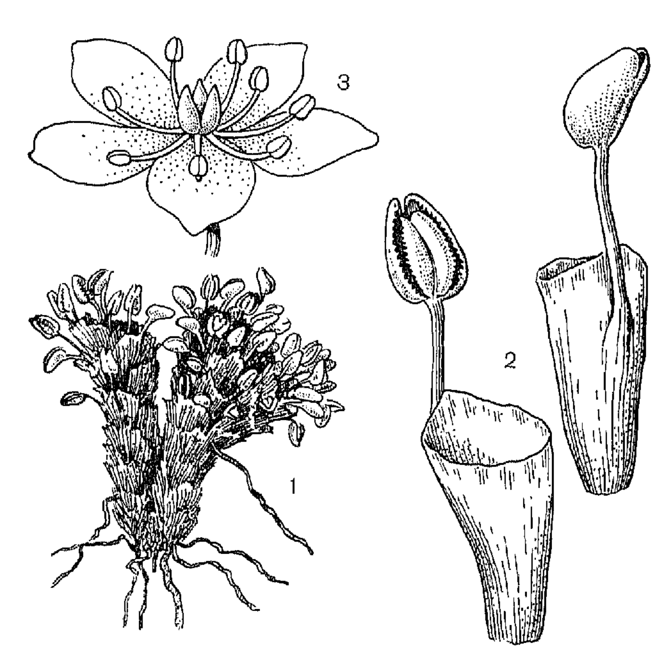


Рис. 102. Калужница мухоловколистная (Caltha dionaeifolia):

1 — общий вид растения; 2 — лист с трубковидно сросшимися прилистниками; 3 — цветок.

СЕМЕЙСТВО ЛЮТИКОВЫЕ (RANUNCULACEAE)

Семейство лютиковых включает около 50 родов и свыше 2000 видов, представленных преимущественно в умеренных и холодных областях земного шара. Они широко распространены по всем континентам, особенно в северной внетропической зоне. Наиболее богато родами и видами лютиковых Голарктическое царство. В его пределах только в Восточно-Азиатской флористической области сосредоточены две трети всех родов (36 родов, из которых 11 — только в этой области), а 28 родов встречаются в Циркумбореальной флористической области. В Арктике число родов и видов не так многочисленно, но они составляют важный элемент флоры. В тропиках и субтропиках лютиковые встречаются значительно реже и в основном в горных районах. Здесь также имеются эндемичные роды.

Таким образом, большинство лютиковых предпочитают умеренный и прохладный климат, многие виды — сырые места. В этом семействе немало водных растений. В прудах, реках, канавах часто встречается водяной лютик (рассматриваемый или как подрод рода лютик или в ранге самостоятельного рода Batrachium) с сильно рассеченными до нитевидных долей листьями. В условиях сильного увлажнения растет *калужница* (Caltha, табл. 26). Некоторые виды калужницы — растения с плавающими стеблями, укореняющимися в узлах. Необычный облик имеет *калужница мухоловколистная* (C. dionaeifolia), произрастающая в Аргентине и на юге Чили. Маленькие (высотой 5—7,5 см) растения образуют густые дерновинки. Округлые мясистые листья, бахромчатые по краю, сложенные вдоль, напоминают листья росянки. Пленчатые прилистники крупные — в 2—3 раза больше листьев (рис. 102). В то же время в семействе есть растения и сухих местообитаний. Многие виды произрастают в пустынях и полупустынях.

Бо́льшая часть лютиковых — многолетние травы, но среди них есть одно- или двулетние травы, а также полукустарники. Корневище в основном симподиальное (редко моноподиальное); оно образуется, если междоузлия новых подземных побегов укорочены. Если они удлиняются, возникает столон (*анемона* — Anemone, *лютик* — Ranunculus, табл. 27, *василисник* — Thalictrum, *траутфеттерия* — Trautvetteria, *равноплодник* — Isopyrum, *коптис* — Coptis). Обычно возникновение подземных образований определенного типа — корневища или столона — является постоянным для вида, хотя есть и исключения (у *анемоны гибкой* — Anemone flaccida — имеются формы и с корневищами, и со столонами). Встречаются сильно утолщенные корни, запасающие питательные вещества (например, *лютик иллирийский* — Ranunculus illiricus — имеет клубневидные корни). Иногда запасающую функцию выполняет нижняя клубневидно утолщенная часть стебля (*лютик клубненосный* — R. bulbosus). *Лютик весенний*, или *чистяк* (R. ficaria), интересен тем, что обладает выводковыми почками двух типов — на корнях (клубневидно утолщенные придаточные корешки) и в пазухах листьев. И те и другие служат для вегетативного размножения. Древесное строение стебля имеется только у *ломоноса* (Clematis) и близкого к нему монотипного гималайского рода *архиклематиса* (Archiclematis), но оно у них возникло вторично из травянистого типа.

Листья лютиковых большей частью очередные, реже супротивные, простые, раздельные или лопастные, пальчато-, реже перисторассеченные, иногда цельные, чаще без прилистников, иногда с рудиментарными прилистниками (некоторые василисники). Прикорневые листья обычно имеют длинные черешки и широкие влагалища, у стеблевых листьев черешки короче и пластинка часто переходит во влагалище. Преобладает в семействе тип листа с сердцевидным основанием, пальчаторасчлененный на доли с грубыми зубцами или надрезами. Мелкие листья обычно округлые, а большие поч-

ковидные. Если лист цельный или расчленен на неглубокие доли, край его обычно зубчатый или городчатый (калужница, чистяк, некоторые лютики). Когда лист узкий, основание его округлое или клиновидное, а раздельность, надрезанность или зубчатость встречается редко и ограничена только верхней частью (мышехвостник, некоторые лютики).

Цветки лютиковых расположены в верхоцветных соцветиях — от кистевидных до метельчатых, реже одиночные, обоеполые, изредка однополые, спиральные, спироциклические или циклические, актиноморфные или реже зигоморфные (*живокость* — Delphinium, табл. 28, *консолида* — Consolida и *аконит* — Aconitum).

Цветоложе обычно хорошо развито, а иногда оно очень длинное (*мышехвостник* — Myosurus).

Лютиковые имеют разнообразную окраску цветков — от белых (*анемона дубравная* — Anemone nemorosa, табл. 29) до синих (*перелеска* — Hepatica, табл. 29, аконит, живокость), желтых (лютик, калужница, *купальница* — Trollius), ярко-красных (*адонис* — Adonis, табл. 26, *лютик азиатский* — Ranunculus asiaticus, табл. 27). Околоцветник двойной или простой, представленный только чашечкой, как у калужницы, анемоны, *сон-травы* (Pulsatilla, табл. 26), ломоноса (табл. 30), василисника. Чаще яркая окраска цветка относится к окраске чашелистиков. Чашечка обычно состоит из пяти чашелистиков, иногда из шести, у многих ломоносов — из четырех, у чистяка — из трех, изредка из двух (*клопогон* — Cimicifuga, рис. 103). Число чашелистиков не всегда постоянно, особенно варьирует оно у калужницы, купальницы, анемон. У специализированных цветков аконита, живокости, *водосбора* (Aquilegia) — число чашелистиков постоянно. Чашелистики обычно опадают после цветения. Сохраняются они лишь у родов *гегемона* (Hegemone), *морозник* (Helleborus), *оксиграфис* (Oxygraphis), *пароксиграфис* (Paroxygraphis), а также у некоторых видов живокости, аконита, лютика, купальницы. Лепестки у лютиковых трактуются как модифицированные тычинки. Тычиночное происхождение лепестков лютиковых доказывается изучением проводящей системы цветка. В отличие от чашелистиков и подобно тычинкам, лепестки снабжены у них лишь одним листовым следом.

Тычинок обычно много, расположение их спиральное. Пыльники вскрываются продольно, экстрорзные. Пыльцевые зерна у лютиковых довольно разнообразны: наиболее часто встречаются трехбороздные, обычно с сетчатой экзиной, а также многобороздные и многопоровые.

Рис. 103. Цимицифуга, или клопогон простой (Cimicifuga simplex):
1 — лист; *2* — соцветие; *3* — плод.

Гинецей апокарпный или более или менее синкарпный (например, у *чернушки* — Nigella, *морозника пузырчатого* — Helleborus vesicarius и др.), иногда мономерный (консолида, клопогон, *воронец* — Actaea). Тенденция эволюции — к уменьшению числа плодолистиков и его постоянству. В то же время очень большое число плодолистиков (у некоторых лютиков, мышехвостника) тоже является вторичным признаком, оно связано с уменьшением размеров плодиков и увеличением цветоложа. Столбик хорошо развит. Семязачатков в каждом плодолистике много или несколько, редко 2 или 1. Расположены они в два ряда вдоль брюшного шва или одиночные, прикрепленные у его основания. Семязачатки анатропные, иногда гемитропные (лютик), битегмальные или изредка унитегмальные.

Большинство представителей семейства являются насекомоопыляемыми растениями. Эволюция цветков шла в направлении приспособления к опылению различными насекомыми. Некоторые виды не имеют нектарников (ломонос, василисник, анемоны, перелеска), и насекомых привлекает пыльца. Например, цветки чистяка на солнечных местах посещают пыльцеядные жуки, мухи, пчелы (в тени плоды на нем не образуются). Пыльца перелески служит пищей для пчел, пыльца некоторых видов анемон (*анемоны альпийской* — Anemone

alpina, *анемоны лесной* — A. silvestris) — для мух и мелких жучков. Однако подавляющее большинство насекомых привлекает нектар, который имеется у большей части родов лютиковых.

Нектарники довольно разнообразны по форме и происхождению. У калужницы нектар выделяется в углублениях, находящихся при основании плодолистиков. Но обычно нектар выделяется лепестками или стаминодиями. Наиболее часто встречается нектарник в виде ямки в основании лепестка (лютик, мышехвостник), иногда прикрытой чешуйкой (многие виды лютика). Нектароносная ткань, возникшая из клеток эпидермы, выстилает дно такой ямки. Другой путь развития нектарника — стаминодии (например, *княжик сибирский* — Atragene sibirica, табл. 29). В цветке княжика сибирского имеется ряд переходных форм — от фертильных тычинок к тычинкам, почти утратившим пыльники, и к стаминодиям в форме лепестков. Нектар выделяют в основном стаминодии. Иногда в небольшом количестве его продуцируют фертильные тычинки. При этом нектарник морфологически не оформлен — нектароносная ткань расположена чуть ниже середины стаминодия. Она имеет эпидерму с несколькими выпуклыми клетками. При разрыве кутикулы нектар выделяется через их оболочки. Княжик сибирский является хорошим медоносом.

Очень интересную форму имеют специализированные нектарники, которые произошли из зачатков (примордиев) лепестков. Число таких нектарников соответствует числу чашелистиков (равноплодник, морозник, чернушка) или их два (виды аконита). Нектарники этого типа строго специализированы для выполнения функции выделения и накопления нектара.

У равноплодника, например, такой нектарник имеет вид небольшого листочка слегка трубчатой формы, с мешковидным изгибом при основании, как бы зачатком шпорца. На внутренней стороне мешочка находится нектароносная ткань. У видов аконита нектарник — сложное образование с изогнутым шпорцем, на конце которого помещаются нектароносные железки, и с лепестковидно расширенной частью — губой. У морозника нектарник имеет вид конусообразной воронки, выстланной внутри нектароносной тканью. Чрезвычайно сложной формы нектарник у чернушки — это мясистое двухрожковое образование с вентральной чешуйкой, прикрывающей нектароносную ткань. Такие нектарники являются модифицированными органами усложненной формы и структуры.

У подавляющего большинства лютиковых при раскрывании цветка (по крайней мере актиноморфного) тычинки изогнуты внутрь и закрывают плодолистики. Созревание пыльников начинается с тычинок наружного круга и постепенно достигает тычинок, прилегающих к плодолистикам. Благодаря тому что плодолистики защищены незрелыми тычинками, на первых стадиях после раскрытия цветка самоопыление невозможно. Лишь когда созревают тычинки самого внутреннего круга, становится возможным попадание пыльцы на рыльца, иногда это происходит с помощью насекомых (калужница, лютик, ломонос). Самоопылению препятствует часто встречающаяся протандрия (живокость) или протогиния (*василисник малый* — Thalictrum minus, *морозник черный* — Helleborus niger).

Калужницу насекомые посещают в основном ради пыльцы (медоносная пчела, журчалки — Syrphidae). Нектар в небольшом количестве в теплую погоду выделяют стенки плодолистиков. Благодаря зимнему цветению насекомые редко посещают цветки морозника. Протогиния, а также нередкое вымерзание рылец способствуют тому, что семян обычно не образуется. Ранние мелкие насекомые, которые иногда посещают цветки (пчелы, мухи), могут доставать нектар, не касаясь рылец, поэтому перекрестного опыления не происходит. У *василисника водосборолистного* (Thalictrum aquilegifolium) насекомых привлекают пурпурные тычинки, выделяющие в большом количестве пыльцу. У василисника малого тычинок меньше и они бледной окраски — у этого растения опыление осуществляет ветер. Опыление ветром вообще у лютиковых наблюдается довольно редко. Зигоморфные цветки (типа аконита, живокости, водосбора, табл. 28, 29) приспособлены к опылению насекомыми с длинным хоботком, так как нектар скапливается у них на конце шпорцев. Хороший опылитель — самка садового шмеля (Bombus hortorum) с хоботком длиной 19—21 мм, который позволяет доставать нектар со дна длинных шпорцев цветка. Вход к шпорцам достаточно широк, например, у водосбора, чтобы шмель мог просунуть в цветок голову. Иногда насекомые с коротким хоботком (длиной 3—7 мм) похищают нектар, прокусывая шпорцы (Bombus terrestris, медоносная пчела). Чрезвычайно интересно опыление некоторых лютиковых птицами колибри. Их, как и насекомых, привлекает нектар. В результате сопряженной эволюции цветки растений, опыляемых колибри, приобрели особые качества: у них более плотная ткань частей цветка и цветоножек (механическое усиление); пространственное положение пыльников и рылец, с одной стороны, и шпорцев с нектаром, с другой, приводит к тому, что пыльца в большом количестве прилипает к голове и передней ча-

сти тела птицы, способствуя перекрестному опылению. У колибри наблюдается соответствие длины клюва и языка длине цветочной трубки опыляемых птицами видов растений. Замечено, что цветки, опыляемые колибри, имеют преимущественно красную или красно-желтую окраску.

В течение последних двух десятилетий ведутся интенсивные исследования по биологии опыления растений. Интересным объектом для такого рода работ является водосбор. В Северной Америке имеются две группы видов водосбора. Одна из них, к которой относятся, например, *водосбор прекрасный* (Aquilegia formosa) и *водосбор канадский* (A. canadense), характеризуется поникшими цветками красно-желтой окраски, короткими шпорцами, отсутствием запаха, большим количеством нектара. Основной опылитель этих видов — колибри Selasphorus platycercus. Виды другой группы (*водосбор голубой* — A. caerulea, *водосбор опушенный* — A. pubescens и др.) имеют прямостоячие цветки голубой, белой или желтой окраски, с длинными шпорцами и с приятным запахом. Нектара вырабатывается меньше. Основной опылитель — бабочка из семейства бражников (Sphingidae).

Развитие признаков цветка в каждой группе видов происходило в связи с системой опыления. В то же время высокоспециализированная связь между видом и единственной группой опылителей встречается крайне редко. Как правило, кроме основных опылителей обе группы посещают шмели, поедающие пыльцу. Из них наиболее частый посетитель — шмель западный (Bombus occidentalis).

Различия в системах опыления не являются эффективным механизмом, препятствующим гибридизации этих видов, но служат для усиления имеющихся между ними различий в местообитании и времени цветения.

В Северной Америке произрастают также два вида живокости, опыляемых колибри. У *живокости кардинальской* (Delphinium cardinale, рис. 104)) ярко-красные цветки расположены горизонтально на толстых цветоножках. Тычинки и плодолистики расположены ниже входа в единственный горизонтальный шпорец. У этого вида специализация цветка, способствующая перекрестному опылению, сочетается с протандрией. Нижние цветки в соцветии созревают быстрее верхних.

Среди лютиковых довольно широко распространена спиральная многолистовка, характерная для примитивных групп цветковых. Этот тип плода встречается, например, у калужницы и купальницы. Семян обычно много, и расположены они вдоль внутреннего края шва плодолистика каждой листовки. У аконита и жи-

Рис. 104. Живокость кардинальская (Delphinium cardinale):
1 — ветвь с цветками; 2 — цветок; 3 — плодолистики.

вокости число листовок в плоде меньше — до пяти и трех (у *живокости аяксовой* — Delphinium ajacis — до одной). Плодолистик с большим числом семязачатков обычно становится листовкой, а с одним семязачатком — орешком. Однако имеются и односемянные листовки (*ксанториза* — Xanthorhiza). Для многих лютиковых характерен плод-многоорешек, который произошел от многолистовки вследствие редукции числа семязачатков до одного и утраты в связи с этим вскрывающего механизма. Многочисленные орешки расположены на удлиненном (мышехвостник) или выпуклом (лютик) цветоложе. Более редкий тип плода в семействе лютиковых — сочные однолистовки, напоминающие ягоду черного или красного цвета (виды рода воронец, *ноултония* — Knowltonia). Лишь продольный желобок на поверхности — шов единственного плодолистика — выдает происхождение такой ягоды. Сочная ткань околоплодника развита слабо, основная масса плода — семена в двух плотных рядах.

Внутри группы, имеющей листовки, семена разнообразны. В основном они гладкие или гребенчатые, но у некоторых родов (*энемион* — Enemion, *полуводосбор* — Semiaquilegia, виды рода *дихокарпон* — Dichocarpon) они гравированные и иногда слегка пластинчатые. Зародыш у многих лютиковых развивается медленно и в зрелых семенах часто недифференцирован. У некоторых представителей семейства рост и дифференциация зародыша проис-

ходят в течение летнего сезона (анемона дубравная, *анемона лютичная* — Anemone ranunculoides, табл. 29), у других быстрее (анемона лесная, *сон-трава раскрытая* — Pulsatilla patens), иногда гораздо дольше и семена прорастают только следующей весной (*аконит северный* — Aconitum septentrionale, василисник водосборолистный).

Есть также виды, дающие всходы после двух зимних периодов,— это лютик весенний и *воронец колосовидный* (Actaea spicata). Проросток у них появляется в первую весну, развивает придаточные сосущие и запасающие клубневидные корни. В июле семядоли отмирают, растения сохраняются осенью и зимой в виде клубеньков и только на вторую весну дают первый лист.

Интересной биологической особенностью представителей семейства лютиковых являются разнообразные способы распространения плодов и связанные с ними приспособления. Часто встречаются многоорешки с анемохорными приспособлениями — это перистые столбики у видов сон-травы, ломоноса, княжика. Короткое опушение плодиков (анемона лютичная), длинные густые волоски (анемона лесная), крыловидные выросты околоплодника (*анемона нарциссоцветковая* — Anemone narcissiflora, василисник водосборолистный) — все это приспособления для переноса плодов ветром.

Наряду с анемохорными встречаются плоды, снабженные иными приспособлениями. У некоторых видов лютиков, растущих в условиях повышенной влажности — на болотах, в ручьях и тому подобных местах, семя защищено от намокания плотным эндокарпием или семенной кожурой. Под эпидермой находятся крупные воздухоносные опробковевшие клетки, которые образуют плавательный пояс (*лютик длиннолистный* — Ranunculus lingua, *лютик ядовитый* — R. sceleratus). У *калужницы болотной* (Caltha palustris) семена разбухают и превращаются в плавательный орган. Иногда водой переносятся плоды, приспособленные к переносу ветром.

Многие лютиковые являются зоохорными. Плоды некоторых видов приспособлены к эпизоохории — переносу их животными на наружных покровах. Крючковатое рыльце *лютика едкого* (Ranunculus acris), *лютика полевого* (R. arvensis), *лютика мягкоигольчатого* (R. muricatus) является органом прикрепления к меху животных, перьям птиц, одежде людей. Карликовые однолетние растения рода *рогоглавник* (Ceratocephalus) имеют длинный крючковатый носик на верху плодолистика. При прикреплении к меху животного часто все растение легко выдергивается из земли и переносится целиком.

В семействе лютиковых имеется и синзоохория — активное распространение зачатков животными, связанное с поеданием их частей. У многих лесных видов зачатки распространяются муравьями. Такие зачатки имеют прочные покровы, защищающие их от повреждений, а кроме того, особые придатки — элайосомы, которые привлекают муравьев и поедаются ими. Элайосомы состоят из паренхиматических клеток, богатых маслом. У *перелески благородной* (Hepatica nobilis) элайосомы — базальные участки тканей околоплодника. Растения-мирмекохоры характеризуются определенной биологией — ранним цветением и созреванием. Именно в это время (весна — начало лета) муравьи выкармливают личинок и активно собирают пищу. Больше всего мирмекохоров (46% видов трав) в нижнем ярусе широколиственных лесов, в их числе — некоторые виды анемон. Мирмекохором, встречающимся в степях, является известное лекарственное растение — *адонис весенний* (Adonis vernalis, табл. 26).

Иногда плоды лютиковых поедают птицы и распространяют их с экскрементами (эндозоохория). Известно, что скворец, питающийся в основном насекомыми и их личинками, ест и плоды растений, в частности некоторых лютиков, анемон. В экскрементах воробья обнаружены семена лютика ползучего. Установлено также, что северный олень в арктических областях поедает семена нескольких видов лютика (*лютика ползучего* — Ranunculus repens, *лютика гиперборейского* — R. hyperboreus, *лютика ледникового* — R. glacialis, *лютика лапландского* — R. lapponicus и др.), а также купальницы европейской и василисника альпийского и с экскрементами распространяет их.

Лютиковые делятся на 4 подсемейства: гидрастисовые (Hydrastidoideae), лютиковые (Ranunculoideae), василисниковые (Thalictroideae) и кингдониевые (Kingdonioideae).

К подсемейству гидрастисовых относится монотипный род *гидрастис* (Hydrastis), два вида которого распространены в Японии и Северной Америке. Это корневищные травы с дланевидно рассеченными листьями. Цветок гидрастиса имеет 3 чашелистика и лишен лепестков и нектарников. Гинецей из многочисленных свободных плодолистиков. Семязачатков в каждом плодолистике 2, но только 1 из них фертильный. Наружный интегумент длиннее внутреннего. Плод из многочисленных сочных ягодообразных листовок. Основное число хромосом равно 13. В корневище *гидрастиса канадского* (H. canadense) содержатся вещества, обладающие лекарственными свойствами. В их составе несколько алкалоидов, один из которых — берберин — встречается в корневищах представи-

телей семейства барбарисовых, что является одним из доказательств их родства с лютиковыми. Род гидрастис представляет в некоторых отношениях связующее звено между лютиковыми и барбарисовыми. Этот род интересен и тем, что, в отличие от остальных лютиковых, имеющих членики сосудов исключительно с простой перфорацией, он имеет также сосуды с лестничной перфорацией.

Подсемейство лютиковых включает как корневищные травы, так и лианы с древеснеющим стеблем. Листья разнообразны — от простых и цельных до расчлененных, тонко рассеченных и сложных. Цветки разнообразного строения, с различным числом частей. Лепестки и нектарники имеются или отсутствуют. Семязачатков в каждом плодолистике несколько, много, 2 или 1. Плод — многолистовка, однолистовка, сочная ягодообразная листовка, многоорешек. Основное число хромосом равно 6, 7 и 8; хромосомы крупные. Это подсемейство — самое большое по объему. Оно объединяет около 30 родов, из которых наиболее широко распространен и самый большой по числу видов род лютик (около 600 видов). Виды лютика встречаются во всех зонах от Арктики до пустынь и поднимаются высоко в горы. Есть водные и болотные виды. Однако подавляющее большинство лютиков предпочитает мезофитные условия. Крупным родом является ломонос (около 400 видов), широко распространенный в Восточно-Азиатской области, Северной и Южной Америке, Африке, Австралии. Представители других родов — живокости (примерно 150 видов) и аконита (300 видов) — встречаются преимущественно в северном полушарии. К этому подсемейству относятся уже упоминавшиеся роды анемона (120 видов), сон-трава (около 30 видов), перелеска, адонис, купальница, калужница, морозник, воронец и др. Все они распространены преимущественно в умеренных областях. Исключение представляет род поултония, 10 видов которого произрастают в Южной Африке, и малезийский род *наравелия* (Naravelia).

Бо́льшая часть подсемейства — травянистые многолетники и однолетники (некоторые виды лютиков, мышехвостник). Однако есть роды с древесным строением, лианы (ломонос, табл. 30). Древесными лианами являются все виды рода наравелия, который близок ломоносу и некоторыми ботаниками включается в него. К подсемейству лютиковых относится монотипный род *лаккопеталум* (Laccopetalum), единственный вид которого *лаккопеталум гигантский* (L. giganteum) растет на высоте 4000—4200 м в Андах, в Перу. Это растение с длинными (до 70 см) прикорневыми листьями и очень крупными цветками, имеющими удлиненное цветоложе.

В подсемействе василисниковых преобладают корневищные травы, обычно с тройчатосложными или сильно рассеченными листьями. Лепестки отсутствуют, но околоцветник обычно лепестковидный. Часто имеются нектарники. Плод — многоорешек или многолистовка. Основное число хромосом равно 7, но у родов коптис и ксанториза оно равно 9. Хромосомы мелкие. Подсемейство это сравнительно небольшое, сюда относятся роды василисник, энемион, водосбор, полуводосбор, *лжеводосбор* (Paraquilegia, табл. 29), равноплодник, *неолептопирум* (Neoleptopyrum), *анемонелла* (Anemonella).

Самый большой род в подсемействе — василисник (около 120 видов), распространенный в основном в северном полушарии. Это растения с простым невзрачным околоцветником из четырех (реже 5) опадающих чашелистиков, с длинными многочисленными тычинками, привлекающими насекомых. Нектарники отсутствуют. У другого рода — водосбора (около 100 видов) имеется 5-членная чашечка и венчик из пяти лепестков. Этот род распространен в умеренных областях северного полушария. Небольшой род энемион (6 видов) представлен в Северной Америке и Западной Азии, равноплодник (12 видов) — в Западной Азии и Гималаях.

Подсемейство кингдониевых является монотипным. К нему принадлежит монотипный род *кингдония* (Kingdonia). *Кингдония одноцветковая* (K. uniflora) — небольшое корневищное травянистое растение с простыми пальчаторассеченными листьями, одиночными, актиноморфными, безлепестными цветками, имеющими 5 (6—7) чашелистиков, 3—6 тычинок. Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, плод — многоорешек. Кингдония встречается только в Китае.

По целому ряду признаков (однолакунные узлы, дихотомическое ветвление листовых жилок, безлепестные редуцированные цветки, гаплоидное число хромосом, равное 15) кингдония значительно отличается от большинства лютиковых. По этой причине некоторые ботаники склонны выделять этот род в самостоятельное семейство.

Подавляющее большинство лютиковых — ядовитые растения, не поедающиеся скотом. Это объясняется тем, что они содержат разнообразные алкалоиды, которые являются ядами и находят обширное применение в медицине. Некоторые виды были известны людям очень давно и использовались как лекарственные растения. С незапамятных времен знали о ядовитых свойствах аконита. В Древней Греции и Китае из него получали яд для стрел, в Непале им отравляли питьевую воду для защиты от нападения врагов и мясо коз и овец, служив-

шее приманкой для поимки крупных хищных животных. В Тибете до сих пор аконит считается «королем медицины». Все растение аконита содержит алкалоид аконитин —сильнейший яд. Ядовит даже мед, содержащий пыльцу аконита. Медицинское применение этого растения чрезвычайно разнообразно. Из других растений этого семейства, содержащих ценные алкалоиды, следует упомянуть живокость. Среди 40 алкалоидов, обнаруженных в тканях видов этого рода, есть алкалоиды, обладающие курареподобным действием. Применяют в медицине и алкалоиды, найденные в тканях некоторых видов василисника.

Другая группа ценных для медицины веществ, встречающихся у лютиковых,— это гликозиды сердечной группы, используемые для лечения сердечно-сосудистых заболеваний. В первую очередь необходимо назвать адонис весенний, обладающий высоким содержанием активных веществ. Гликозиды содержат также морозник и сон-трава.

Перспективным, вероятно, является использование вытяжки некоторых видов лютиковых для борьбы с патогенными грибами, вызывающими мучнистую росу и рак некоторых плодовых (айва, персик, гранат, инжир). Исследование нескольких видов лютика и ломоноса обнаружило их фунгицидные свойства.

Среди лютиковых имеются жиромасличные растения, обладающие в основном полувысыхающими и высыхающими жидкими маслами. Наибольший процент жидкого масла обнаружен в семенах ломоноса, лютика, василисника. Особенно ценны для практического использования масла *чернушки посевной* (Nigella sativa), *чернушки полевой* (N. arvensis) и водосбора, а также аконита, живокости, василисника. Масла такого типа применяют во многих отраслях автомобильной, лакокрасочной, текстильной, пищевой промышленности, в медицине и т. д.

Благодаря ярко окрашенным цветкам разнообразного цвета многие лютиковые являются признанными декоративными растениями. Среди диких растений нашей флоры очень популярны купальница, разные виды анемон, перелеска, сон-трава, живокость и др.

Известно, что в Древнем Риме использовались для венков цветки *анемоны короновидной* (Anemone coronaria). С конца XVII в. любимым декоративным растением становится адонис. По преданию, из крови любимца Афродиты — Адониса, убитого на охоте вепрем, выросли ярко-красные цветы *адониса осеннего* (Adonis autumnalis). По другим источникам, это растение названо в честь ассирийского бога Адона.

В XVI — XVII вв. в среднеевропейских садах, кроме средиземноморско-балканских и альпийских растений, начинают культивировать растения местной флоры. Именно тогда введен в культуру морозник черный, очень популярный и в настоящее время «Рождественский цветок», а также купальница, василисник водосборолистный с декоративной листвой. В конце XVIII в. европейские сады пополнились растениями из Китая и Японии, в том числе *анемоной японской* (Anemone japonica).

К настоящему времени немало лютиковых введено в культуру. Интересным декоративным растением является ломонос. К этому роду относятся лианоподобные кустарники, часто цепляющиеся за опору закручивающимися черешками листьев. Плоды — многочисленные орешки с длинными опушенными столбиками — собраны в шелковистую пушистую головку. Известно свыше 2000 разновидностей и сортов ломоносов, выведенных в Западной Европе в условиях приморского климата. В Никитском ботаническом саду создана прекрасная коллекция ломоносов, где имеется свыше 150 гибридных форм, устойчивых к засухе и поражению вредителями. Эта культура привлекает к себе внимание продолжительностью вегетации, обильным цветением. У крупноцветковых сортов цветки достигают в диаметре 22 см и поражают разнообразием цвета — от белого до фиолетового. Мелкоцветковые ломоносы очень ароматны.

СЕМЕЙСТВО ЦИРЦЕАСТРОВЫЕ (CIRCAEASTERACEAE)

В Гималаях и в континентальном Китае произрастает один из наиболее интересных видов порядка лютиковых, представляющий для систематиков загадку. Положение этого растения в системе все еще не вполне ясно, и одни ботаники включают его в семейство лютиковых, другие выделяют в самостоятельное семейство. Речь идет о монотипном роде *цирцеастер* (Circaeaster, рис. 105). Это маленькая однолетняя трава с тонким и удлиненным подсемядольным коленом (гипокотилем), достигающим в длину 8 см. Характерны остающиеся линейно-продолговатые семядоли, сохраняющиеся даже у взрослых растений под розеткой скученных листьев на верхушке гипокотиля. Листья очень тонкие и нежные, клиновидно-лопатчатые, наверху зубчатые. Наиболее замечательной особенностью листьев является их ясно выраженное открытое дихотомическое жилкование. Проводящая система стебля заметно упрощена. Членики сосудов с простой перфорацией.

Как и вегетативные органы, цветки цирцеастра подверглись значительному упрощению. Они очень маленькие, многочисленные, в пучках, собранных в компактное верхушечное соцветие, обоеполые, безлепестные. Чашелистиков обыч-

но только 2, иногда 3, чешуевидных, створчатых. Тычинок также обычно только 2 (иногда 1 или 3), чередующихся с чашелистиками; нить толстая, а пыльники с узким связником, интрорзные и вскрывающиеся продольно. Пыльцевые зерна трехбороздные, с тонкоструйчатой поверхностью. Гинецей апокарпный, обычно из 2, реже из 1 или 3 (редко 4) линейных плодолистиков. Каждый плодолистик с сидячим верхушечным рыльцем, причем рыльце косое, слегка низбегающее, что представляет собой примитивную черту. В каждом плодолистике по 2 висящих сверху семязачатка, из которых функционирует только 1. Семязачатки ортотропные (сходство с родом кингдония из семейства лютиковых), унитегмальные и тенуинуцеллятные. Характерна мезогамия. В отличие от видов семейств лютиковых и барбарисовых развитие эндосперма у цирцеастра целлюлярное (как у некоторых лардизабаловых). Плодики представляют собой орешки, покрытые тонкими крючковатыми щетинками, способствующими их эпизоохорному распространению. При развитии семени интегумент и нуцеллус используются полностью, а периферические клетки эндосперма опробковевают и становятся защитным слоем. Семена с прямым зародышем и обильным эндоспермом.

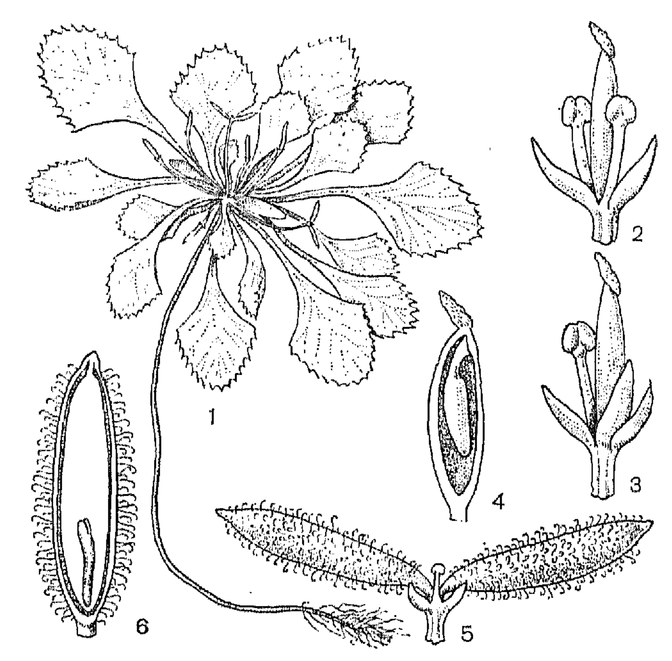


Рис. 105. Цирцеастер полевой (Circaeaster agrestis):
1 — общий вид растения; *2* — двутычиночный цветок; *3* — однотычиночный цветок; *4* — продольный разрез завязи; *5* — плод с двумя плодолистиками; *6* — продольный разрез семени.

ПОРЯДОК МАКОВЫЕ (PAPAVERALES)

СЕМЕЙСТВО МАКОВЫЕ (PAPAVERACEAE)

Семейство маковых объединяет около 45 родов и до 700 видов, распространенных главным образом в северной умеренной зоне. Наибольшее количество видов (более 300) насчитывается в роде *хохлатка* (Corydalis, табл. 31). Несколько меньшим по объему (около 100 видов) является род *мак* (Papaver). Наиболее богаты родами и видами маковых умеренные и субтропические области Старого и Нового Света. Небольшое число видов растет в Южной и Юго-Восточной Африке, а также в Австралии. Значительно реже маковые встречаются в Арктике, а в тропиках они приурочены, как правило, к высокогорьям. Среди маковых много эндемичных родов. Так, *сангинария* (Sanguinaria) является эндемиком Атлантическо-Северо-Американской флористической области, эндемики Восточно-Азиатской области — *гиломекон* (Hylomecon), *маклея* (Macleaya, табл. 33), *птеридофиллум* (Pteridophyllum). В Мадреанской флористической области произрастают *ромнея* (Romneya) и *дендромекон* (Dendromecon). Только в Голарктической области встречается род *гипекоум* (Hypecoum). Виды этого рода произрастают в Средиземноморье, Юго-Восточной Европе, Средней Азии, Сибири, Гималаях и Китае.

Представители семейства маковых, независимо от того, в какой климатической зоне они встречаются, часто предпочитают места с недостаточным увлажнением. Чаще всего они растут в степях, полупустынях и пустынях. В Арктике и высокогорьях, где степень увлажненности значительно выше, маковые чаще всего селятся на сухих пригорках, по каменистым склонам с хорошо дренированными почвами.

В то же время в семействе есть растения и более влажных местообитаний. Это *чистотел* (Chelidonium) и сангинария. Лесной мак гиломекон, некоторые виды хохлатки и *дымянки* (Fumaria, табл. 33) произрастают под пологом леса, а также на альпийских лугах и у тающего снега (виды хохлатки).

В пределах семейства наблюдается большое разнообразие жизненных форм: от травянистых одно- и многолетников, составляющих подавляющее большинство, до кустарников (виды *бокконии* — Bocconia и маклеи) и даже небольших деревьев (например, *боккония древовидная* — B. arborea — в горах Мексики). Некоторые виды рода *адлюмия* (Adlumia) являются лианами. У них тонкий, извилистый стебель,

длиной до 3 м, цепляющийся за опору с помощью вьющихся черешков листьев.

Листья у маковых простые, очередные или самые верхние почти супротивные либо мутовчатые, без прилистников. Прикорневые листья часто образуют густую розетку. Форма листовой пластинки весьма разнообразна. Например, у *меконопсиса* (Meconopsis, табл. 33) листья почти цельнокрайние, иногда городчатые, продолговатые; у большинства маков — тонко перисторассеченные; листья бокконии и маклеи глубоко выемчатые, пальчатые. Род птеридофиллум обладает перисторассеченными листьями, напоминающими по форме вайи некоторых папоротников, чем и объясняется латинское название этого рода.

Цветки маковых иногда собраны в верхоцветные соцветия. Кистевидные соцветия встречаются у дымянок и хохлаток, метельчатые — у бокконии, маклеи, птеридофиллума, гипекоума. Однако большинство представителей семейства имеет одиночные цветки на длинных, прямостоячих, безлистных цветоносах, обоеполые, актиноморфные или реже зигоморфные (например, у дымянки, хохлатки, адлюмии и *дицентры* — Dicentra).

Цветки маковых имеют разнообразную окраску и размеры. Представители родов ромнея, *эшольция* (Eschscholtzia), мак, *аргемона* (Argemone) обладают крупными (у *мака опийного* — Papaver somniferum и *аргемоны мексиканской* — Argemone mexicana — диаметр цветка достигает 16, 18, а иногда и 25 см) одиночными цветками либо красными и красно-фиолетовыми, как у некоторых маков и *ремерий* (Roemeria, табл. 32), либо снежно-белыми, как у ромнеи. У птеридофиллума и чистотела цветки мелкие, желтые, у меконопсиса (табл. 33) крупные, голубые. Окраска некрупных цветков дымянки, *дымяночки* (Fumariola) варьирует от темно-фиолетового до аметисто-розового цвета. Своеобразный облик имеют цветки дицентры: пара наружных темно-розовых лепестков со шпорцами, приоткрываясь, показывает пару внутренних, более светлоокрашенных, иногда почти белых. Весь цветок имеет сердцевидную форму, поэтому народное название этого растения — «разбитое сердце» — очень соответствует внешнему виду цветка.

У всех маковых имеется опадающая чашечка, состоящая из 2 или 3 чашелистиков. В некоторых случаях она образует до начала цветения замкнутое вместилище, в котором находятся сморщенные, черепитчато уложенные лепестки бутона. Это наблюдается у всех маков и близких к ним родов. У дымянок чашелистики более мелкие, треугольные и замкнутого вместилища не образуют. Бутоны чаще всего до цветения поникающие.

Венчик цветков маковых, если он есть, состоит из 4, 6 или 8—12 (до 16) лепестков, расположенных в два круга. Исключением являются цветки бокконии и маклеи (табл. 33), лишенные лепестков. У маков, аргемоны, ромнеи, эшольции, меконопсиса и многих других маковых лепестки наружного и внутреннего кругов цельные, без нектарников, не отличаются друг от друга по форме и размерам. Иногда лепестки внутреннего круга несколько мельче, как это бывает, например, у чистотела. У гипекоума наружные лепестки обычно цельные или слабо трехлопастные, внутренние лепестки трехраздельные, крайние доли гладкие, а средняя с бахромчатым краем. Четыре лепестка зигоморфных цветков дымянки (табл. 33), хохлатки (табл. 31), адлюмии и дицентры также расположены в два круга. У дицентры и адлюмии наружные лепестки одинаковые, несущие при основании шпоровидный или мешковидный отросток. У хохлатки, дымянки и дымяночки только один верхний лепесток имеет резко выраженную шпору; лепестки внутреннего круга обычно слипаются между собой верхушками, а на спинках имеют выделяющиеся, прижатые кили.

Нектарники примитивного строения имеются у гипекоума. Это нектарная ямка, находящаяся у основания средней доли внутренних лепестков, свободная для доступа любых насекомых. Более специализированные нектарники присутствуют у дицентры, адлюмии, хохлатки, дымянки и дымяночки. Здесь нектар скапливается в шпоровидных или мешковидных отростках наружных лепестков, причем сами железки, выделяющие нектар, расположены у основания тычинок.

Тычинки чаще всего многочисленные, редко их 6—12, очень редко — 4 (птеридофиллум, гипекоум). У большинства маковых тычинки свободные, лишь у дымянок и близких к ним родов 6 тычинок срастаются по 3 в два пучка, образуя так называемые «фаланги». Средние из них, супротивные боковым лепесткам, с нормально развитыми 4-гнездными пыльниками, а 4 краевые, чередующиеся с лепестками, лишь с половинками пыльников. Пыльники экстрорзные, вскрываются продольно.

Пыльца трехбороздная, рассеянно-многобороздная или многопоровая. Экзина зернистая, сетчатая или бугорчатая.

Гинецей паракарпный, из 2 или 3—20 плодолистиков. Два плодолистика характерны для гипекоума, дымянки, хохлатки и близких к ним родов; многочисленные — для остальных маковых. Завязь верхняя или почти полунижняя (эшольция), одногнездная или ложномногогнездная в результате врастания внутрь полости и соединения плацент, редко двугнездная

благодаря образованию ложной перегородки, с двумя (хохлатка, дымянка) или многочисленными семязачатками.

Подавляющее большинство представителей семейства маковых являются насекомоопыляемыми растениями. Как уже упоминалось, большинство маковых имеет крупные цветки с обильной пыльцой. Пыльники в цветке, как правило, созревают раньше завязи, что обеспечивает перекрестное опыление. Пыльца, продуцируемая в огромных количествах, высыпается на лепестки. Это привлекает множество насекомых, особенно мух и мелких жучков. При этом сравнительно тяжелые насекомые — шмели и жуки — предпочитают садиться на своеобразную посадочную площадку — широкие сидячие рыльца, такие, как у маков и аргемоны. Кроме того, цветки маков, аргемоны и некоторых видов ромнеи используются многими жуками и мухами как ночное убежище от холода.

В других случаях насекомых привлекает нектар. Например, цветки гипекоума посещают пчелы, мухи и некрупные бабочки. Нектар в цветках хохлатки, дымянки, дицентры, адлюмии доступен только насекомым с длинным хоботком — медоносной пчеле, садовому шмелю и некоторым видам бабочек. Хохлатка, дымянка и дымяночка, цветущие ранней весной, чаще всего опыляются самцами комаров и ранневесенними мухами-журчалками.

Так протекает процесс перекрестного опыления в хорошую погоду и в случае изобилия опылителей. Однако при неблагоприятных условиях у многих маковых может происходить и самоопыление. Это хорошо известно на примере видов мака, аргемоны эшольции и некоторых других растений.

После раскрывания пыльников пыльца попадает на лепестки. С наступлением сумерек или перед дождем цветки маковых, как правило, закрываются. Благодаря этому механизму внутренние части цветка защищаются от ночной сырости или дождя, и, во-вторых, лепестки с налипшей на них пыльцой, тесно прилегая к рыльцу, отдают ему пыльцу, и происходит самоопыление.

У чистотела и ремерии (табл. 32) можно наблюдать другое любопытное приспособление к автогамии. В самом начале цветения — а продолжается оно от одного до трех дней — тычиночные нити сильно отогнуты по направлению к краю венчика. По мере старения цветка они выпрямляются и в конце концов приближаются к рыльцу и опыляют его.

Иногда, в связи с плохой погодой, цветки некоторых растений не раскрываются вообще. Однако это не мешает плодоношению: самоопыление в таких случаях происходит внутри нераскрывшегося цветка.

Зрелые пыльники гипекоума раскрываются кнаружи, и в самом начале цветения пыльца из них полностью высыпается на средние доли внутреннего круга лепестков. Под тяжестью пыльцы эти доли несколько прогибаются, открывая свободный доступ к нектару и пыльце насекомым-опылителям. Рыльце с двумя нитевидными ветвями располагается перпендикулярно к этим долям цветка. Поэтому даже при вечернем закрывании цветка в первый день цветения автогамия произойти не может, так как в этом случае непосредственно с рыльцем соприкасаются части цветка, не несущие пыльцы. Самоопыление совершается в самом конце цветения, на второй или третий день. К этому времени в результате неоднократного открывания и закрывания цветка часть пыльцы просыпается на середину наружных лепестков. Ветви рыльца на этой стадии дугообразно изгибаются книзу, и, когда с наступлением темноты цветок снова закрывается, эта просыпавшаяся пыльца неизбежно попадает на кончик рыльца и опыляет его.

Анемофилия среди маковых — явление скорее всего вторичное и встречается только у двух родов — маклеи и бокконии. Их безлепестные цветки собраны в кистевидные соцветия. Пыльники расположены на очень длинных нитях и раскачиваются при малейшем движении воздуха.

Наиболее распространенный тип плода у маковых — сухая коробочка округлой или стручковидной формы (рис. 106). Округлая коробочка маков при высыхании либо растрескивается, либо раскрывается порами в верхней части. Тонкие стручковидные коробочки, раскрывающиеся створками или разламывающиеся на членики, имеются у чистотела, сангинарии, гиломекона, гипекоума, эшольции, хохлатки, дицентры. Исключением является дымянка, плод которой — маленький одно- или двусемянный орех.

Семена большинства маковых мелкие, с обильным маслянистым эндоспермом и маленьким слабо дифференцированным зародышем, октаэдрической или округлой формы, часто с придатками.

Весьма разнообразны способы распространения семян у маковых и связанные с ними биологические приспособления. Семена, лишенные придатков, чаще всего разбрасываются разными способами, т. е. являются баллистами. Так, многочисленные мелкие семена маков высыпаются из зрелой коробочки и падают довольно далеко от материнского растения. Особенно интенсивно это происходит в ветреную погоду, когда сухие коробочки мака, как погремушки, начинают качаться на сильном ветру. У эшольции при созревании коробочка растрескивает-

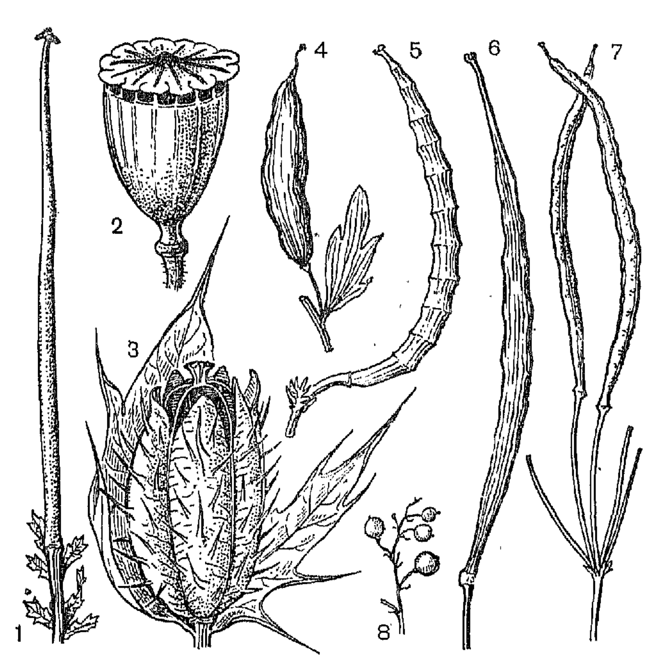


Рис. 106. Плоды некоторых маковых:

1 — глауциум рогатый (Glaucium corniculatum); *2* — мак-самосейка (Papaver rhoeas); *3* — аргемона мексиканская (Argemone mexicana); *4* — хохлатка Галлера (Corydalis halleri); *5* — гипекоум беловатый (Hypecoum albescens); *6* — дендромекон жесткий (Dendromecon rigida); *7* — чистотел большой (Chelidonium majus); *8* — дымянка Шлейхера (Fumaria schleicheri).

ся, а семена, снабженные своеобразными пружинками, с силой отскакивают от плацент, иногда в радиусе нескольких метров вокруг плодоносящего растения.

Семенные придатки маковых — элайосомы — являются выростами наружного интегумента. Такой вырост окружает микропиле (дендромекон) или располагается вдоль семенного шва в виде гребешка (сангинария). Элайосомы дицентры и чистотела видны под лупой, они напоминают диковинные восковые цветы, сидящие на семенном шве. Сочная и маслянистая ткань элайосом привлекает муравьев, которые и являются распространителями семян этого типа.

Кроме баллистов и мирмекохоров, в семействе маковых имеются и эндозоохоры. Семена многих маков и близких к ним родов поедаются птицами или другими животными и распространяются с экскрементами. Некоторые грызуны — полевки, суслики, тушканчики, песчанки — распространяют семена, запасая впрок коробочки мака и ремерии.

Маковые делятся на 3 подсемейства: маковые (Papaveroideae), гипекоумовые (Hypecoideae) и дымянковые (Fumarioideae).

Подсемейство маковых состоит из 26 родов и более 450 видов, распространенных главным образом в северном полушарии, преимущественно в умеренных и субтропических областях, с немногочисленными видами в тропической Америке. Это многолетние или однолетние травы с окрашенным или реже бесцветным соком, иногда полукустарники или кустарники (дендромекон, бокковия, маклея) или небольшие деревья (бокковия древовидная). Листья очередные или мутовчатые, как у *платистемона* (Platystemon). В листьях и стеблях имеются млечные трубки или млечные мешки. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки большей частью одиночные, реже в кистевидных соцветиях, обычно крупные, актиноморфные, двухчленные или реже трехчленные. Околоцветник состоит из 2—3, обычно опадающих чашелистиков и 4—6—8—12 (16) лепестков. Лепестки свободные, двурядные, в бутоне черепитчатые и часто скомканные, иногда отсутствуют (бокковия, маклея). Нектарников нет. Тычинки обычно многочисленные, редко их 6—12, очень редко 4 (птеридофиллум), свободные. Пыльца чаще всего трехбороздная, реже рассеянно-многобороздная или многопоровая. Гинецей состоит из двух или более плодолистиков, завязь верхняя или редко полунижняя (эшольция), одногнездная или ложномногогнездная, редко двугнездная, с многочисленными семязачатками. Плод — коробочка, стручковидная или раскрывающаяся порами. Основное число хромосом равно 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11.

Это подсемейство — самое большое по объему. Из его представителей наиболее широко распространенным и самым известным является мак. Крупными по объему родами являются аргемона (около 50 видов, распространенных в Северной и Центральной Америке), ромнея (около 30 видов), *глауциум* (Glaucium, табл. 33, около 30 видов). Довольно изолированное положение в подсемействе занимает монотипный род птеридофиллум (Япония), который часто вместе с гипекоумом рассматривают в составе подсемейства (или семейства) гипекоумовых. Иногда этот род выделяют в отдельное подсемейство или семейство птеридофиллумовых (Pteridophyllaceae). От остальных маковых этот род отличается числом хромосом, сильно редуцированным андроцеем, перисторассеченными листьями и отсутствием млечного сока.

Монотипное подсемейство гипекоумовых представлено одним родом гипекоум, 18 видов которого распространены в Средиземноморье, Юго-Восточной Европе, Передней и Средней Азии, Сибири, Монголии, Гималаях и Китае. Как правило, это травы с густой розеткой трижды перисторассеченных листьев. Млечные трубки и млечные мешки отсутствуют. Цветки собраны в многоцветковые верхоцветные соцветия, актиноморфные, двухчленные. Околоцветник состоит из 2 мелких треугольных чашелистиков, которые не полностью обволакивают венчик

до момента его раскрывания, и 4 лепестков, расположенных в двух кругах. Четыре тычинки супротивны лепесткам, две внутренние часто с двумя проводящими пучками. Пыльца двубороздная. Гинецей из 2 плодолистиков. Плод стручковидный, обычно разламывающийся поперек на членики, реже раскрывающийся двумя створками. Основное число хромосом равно 6, 8.

Род гипекоум иногда включают в подсемейство маковых, реже — в подсемейство дымянковых. Однако данный род сильно отличается от представителей обоих этих подсемейств и заслуживает выделения в отдельное подсемейство. Это подтверждается данными эмбриологии и наличием у гипекоума двубороздной пыльцы, которая в виде исключения встречается у птеридофиллума.

Подсемейство дымянковых очень близко к подсемействам маковых и особенно гипекоумовых. Это высокоспециализированное подсемейство, состоящее из 16 родов и около 400 видов, распространенных главным образом в северной умеренной зоне. Небольшая часть видов встречается в Юго-Восточной Африке. Представители подсемейства — травы с прикорневыми, очередными или редко почти супротивными, обычно сильно рассеченными листьями. Млечные трубки и млечные мешки отсутствуют, но имеются гомологичные им секреторные клетки. Цветки в кистевидных соцветиях, обоеполые, билатерально-симметричные или чаще зигоморфные, с горизонтальной плоскостью симметрии. Околоцветник состоит из 2 мелких, обычно опадающих чашелистиков, не образующих замкнутого вместилища (иногда чашелистики совершенно незаметные или отсутствуют), и 4 лепестков, расположенных в два круга, с нектарниками. Андроцей из 6 тычинок, сросшихся по три в два боковых пучка. Оболочка пыльцы трехбороздная (дицентра), рассеянно-многобороздная или многопоровая (дымянка и дымяночка). Гинецей из 2 плодолистиков, со сплюснутым лопастным рыльцем и с двумя — многими семязачатками. Плод — стручковидная коробочка, открывающаяся двумя створками, с сохраняющимися плацентами, без перегородки, реже односемянный орешек. Основное число хромосом равно 6, 8.

Самый большой род этого подсемейства — хохлатка (табл. 31). Хохлатка, как и ближайшие ее сородичи — дымянка и дымяночка,— являются типичными представителями ранневесенней флоры умеренной зоны и предпочитают мезофитные условия местообитания. Приспособлением к ранней вегетации у хохлаток являются клубневидные утолщения корня с запасом питательных веществ. Некоторые из дымянок иногда появляются в посевах и на газонах как сорняки.

Представители семейства маковых содержат многочисленные и разнообразные алкалоиды — производные изохинолина. Названия этих веществ — папаверин, адлюмин, бикукулин, глауцин, фумарин и т. д.— ясно указывают источники сырья. Лекарственные свойства маковых были известны издавна. Первым из маковых еще в доисторические времена был введен в культуру *мак снотворный* (Papaver somniferum), вероятно в Западном Средиземноморье. Оттуда эта культура проникла в Восточную, Южную и Среднюю Азию. Эти предположения основываются на неоднократных находках коробочек мака в палеолитических свайных постройках в этих районах. Второй древний центр культурных форм — Северо-Западный Китай.

Семена мака используют для добывания масла и приготовления различных кулинарных изделий. Гораздо большее значение имеет добыча опиума из незрелых маковых коробочек. Он является ценным медицинским сырьем для изготовления различных наркотиков. Основные современные районы произрастания и культивирования опийного мака — Китай, Средняя и Малая Азия, а также Индия. Делались попытки выращивать опийный мак в Европе, но без особого успеха. Опийный мак обычно разводят в горах, на высоте 1500—2900 м, масличный — на равнинах. Опийный мак сеют после периода осенних дождей в три приема — с ноября по март. После опадения лепестков и тычинок молодую коробочку надрезают острым ножом, а затем по мере загустения выступившего сока его собирают, сушат и прессуют. Все операции по добыче опийного сырья производят вручную, чем и объясняется большая его дороговизна. Опиум (от греч. opos — сок) был известен уже в Древней Греции как лекарственное средство. В средние века курение опиума в качестве одуряющего и галлюциногенного снадобья начало распространяться из Малой Азии далее на восток. Особенно этот пагубный обычай распространился в Китае, в связи с чем в 1796 г. китайское правительство запретило курение опиума, а в 1820 г. и ввоз этого продукта. Это запрещение касалось главным образом английского ост-индского торгового общества, тотчас же организовавшего оживленную контрабандную торговлю. Ряд столкновений между Китаем и Англией привел наконец к известной «опийной» войне 1841 г., после победоносного для Англии окончания которой Китай вынужден был дать официальное разрешение на ввоз английского опиума.

В настоящее время, несмотря на медицинскую пропаганду и полицейские меры, наркомания в США, ФРГ, странах Латинской Америки

приобрела столь колоссальные размеры, что может быть приравнена к национальному бедствию.

Однако со временем опиум не утратил своего значения и в медицине. В чистом виде в качестве обезболивающих средств используют морфий и пантопон, различные их производные входят в состав более пятисот медицинских препаратов.

Лекарственными свойствами, широко используемыми в народной медицине, обладает также другой представитель семейства — чистотел. Сильно ядовитый сок этого растения содержит 6—7 алкалоидов: хелидонин, гомохелидонин, протонин, сангуинарин и др. Его применяют для выведения бородавок, отсюда и русское его название. Средневековые алхимики пытались в «золотом» корне чистотела найти средство для изготовления золота из менее ценных металлов. Согласно Плинию, лекарственным это растение считалось и в Древнем Риме. В средние века, особенно в Германии, чистотел применяли против подагры, золотухи и при лечении переломов костей. В зоотехнике употребляют свежую траву чистотела, пересыпанную солью, при вздутии живота у овец.

Виды рода дымянка также издавна используют в медицине как источник лекарственного сырья. Во всех частях растений содержится до 0,5% алкалоидов, витамины А, Е и С. Эссенцию из цветущих растений применяют в гомеопатии. Молодые листья употребляют в пищу как салат. В народной медицине сок используют наружно при сыпях и чесотке.

Ценным лекарственным растением является также хохлатка. Наиболее богат алкалоидами ее клубень, что приводит к массовому уничтожению растений. Один из видов, а именно *хохлатка Северцова* (Corydalis severtzovii), внесен в «Красную книгу». Это эндемик Западного Тянь-Шаня и Памиро-Алая (Южный Казахстан, Киргизия, Узбекистан, Северный Таджикистан).

Все маковые очень декоративны. Многие из них давно введены в садовую культуру. Хорошо известен, например, *мак восточный* (Papaver orientale) с крупными огненно-красными цветками и щетинисто-волосистыми листьями, а также изящный *мак альпийский* (P. alpinum, табл. 32) — украшение любого альпинария. Некоторые виды дицентры, адлюмии и хохлатки также известны как декоративные растения и хорошие медоносы.

Дикорастущие представители семейства маковых благодаря декоративности усиленно истребляются. Несколько видов из этого семейства, произрастающие на территории СССР, внесены в «Красную книгу». Это эндемик предгорий Северного Кавказа *мак прицветниковый* (P. bracteatum) с огромными, диаметром до 20—25 см, цветками. Сейчас он встречается крайне редко, естественное возобновление практически отсутствует. *Мак тоненький* (P. tenellum) и *мак Вальпола* (P. walpolei) также являются узкими эндемиками: первый — восточной части Казахстанского мелкосопочника, второй — побережий Берингова пролива. *Глауцинум остродольный* (Glaucium oxylobum), редкий на территории СССР (Туркмения — Копетдаг) иранский вид,— чрезвычайно декоративное растение, усиленно истребляемое в пору цветения. Были попытки введения этого вида в культуру Ботаническим садом АН Туркменской ССР. Необходима охрана и продолжение работ по введению данного растения в культуру.

ПОРЯДОК САРРАЦЕНИЕВЫЕ (SARRACENIALES)

СЕМЕЙСТВО САРРАЦЕНИЕВЫЕ (SARRACENIACEAE)

Семейство состоит из 3 родов и 17 видов, распространенных на западе и востоке Северной Америки и на северо-востоке Южной Америки (карта 10). Это многолетние корневищные болотные травы, принадлежащие к числу самых крупных насекомоядных растений. Нижние листья саррацениевых чешуйчатые; над ними возвышается розетка из нескольких крупных короткочерешковых ловчих листьев, преобразованных в своеобразные трубковидные кувшины или урны с широкими отверстиями наверху. Членики сосудов с лестничной перфорацией. Цветки одиночные или реже в кистях (*гелиамфора* — Heliamphora), крупные, спироциклические, обоеполые. Околоцветник обычно двойной, состоит из 3—6 часто окрашенных чашелистиков и 5 лепестков, реже цветки безлепестные (гелиамфора). Тычинки многочисленные или их 12—15, свободные. Пыльники интрорзные. Гинецей из 5 или 3 (гелиамфора) плодолистиков. Столбик 3-лопастный (гелиамфора), 5-лопастный, с радиальными рыльцами (*дарлингтония* — Darlingtonia, табл. 34) или зонтиковидный, с большими лопастями (*саррацения* — Sarracenia, рис. 107). Плод — коробочка. Семена многочисленные.

Самым значительным родом в семействе является род саррацения (табл. 34), состоящий из 10 видов, эндемичных для Атлантическо-Северо-Американской флористической области. Один из видов, *саррацения пурпурная* (S. pur-

purpurea, табл. 34), был завезен в болота Центральной Ирландии, где хорошо акклиматизировался.

Большие, яркие, с двойным околоцветником пятичленные цветки саррацений выносятся над кувшинчатыми листьями на крепком безлистном цветоносе по одному (редко по 2—3) на каждую особь. Для саррацений характерен гигантский, необычной формы, зонтиковидный столбик с небольшими рыльцами под верхушкой каждой из лопастей; особенно он велик у саррацении пурпурной. Некоторые виды, например *саррацения желтая* (S. flava), иногда образуют на болотистых местах обширные заросли. Ребристые трубчатые кувшины этого растения, отходящие почти вертикально от мощного горизонтального корневища, могут достигать в длину 70—80 см.

У других видов кувшинчатые листья гораздо мельче и, как правило, не превышают 10—40 см. Большинство из них пестро окрашены в пурпурно-желто-зеленые цвета. Особенно ярким бывает рисунок вокруг отверстия кувшина, что делает вход в ловушку заметным еще издали. Иногда листья-трубки полулежат на поверхности земли, напоминая приподнимающуюся кобру. В эти ловушки обычно попадают муравьи, мухи и другие насекомые, охотно поедающие все сладкое. Каждый ловчий лист на стороне, обращенной к стеблю, несет крыловидную оторочку, верхняя часть которой имеет вид крышки. Этот своеобразный «зонтик», скроенный природой из верхней лопасти листовой пластинки, слегка прикрывает отверстие, препятствуя попаданию в него дождевой воды. Вся оторочка усеяна многочисленными нектароносными железками и жесткими, длинными, направленными вниз волосками. Летающие насекомые, приземляясь на оторочку, могут двигаться только в одном направлении — к отверстию кувшина; обратно их не пропустят волоски. Нектароносные железки выделяют сладкий сок с превосходным ароматом. Этого сока так много, что он стекает по желобкам между ребер, проложенных вдоль всей листовой трубки. Получается отчетливая медовая дорожка, уводящая ползущее насекомое с земли все выше и выше по трубке, все ближе и ближе к ее краю. Внутри кувшина насчитывают 4 различные зоны. Ступив на жесткий ободок трубки, насекомые вползают на его внутренний край, где начинается скользкая зона; на ней находятся клетки эпидермы с гладкой покрытой воском кутикулой, которые, как черепица, находят краями друг на друга. Отягощенное сладкой пищей и ставшее неуклюжим насекомое неизбежно скользит вниз, стенки трубки словно отполированы, и уцепиться не за что. Так насекомое оказывается в зоне, внутренние стенки

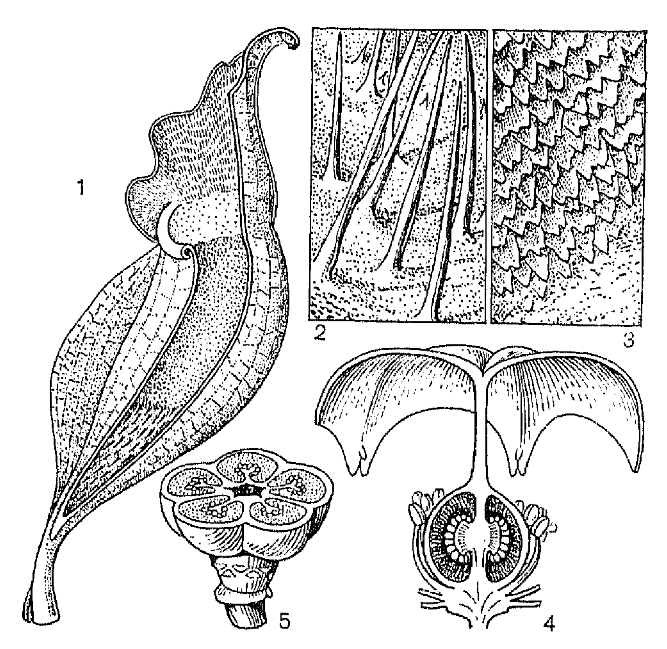


Рис. 107. Саррацения пурпурная (Sarracenia purpurea):

1 — продольный разрез кувшина; 2 — длинные волоски крышки кувшина; 3 — черепитчатые клетки внутри кувшина, ниже их — гладкие стенки; 4 — продольный разрез гинецея; 5 — поперечный разрез завязи.

которой сплошь покрыты широкими черепитчатыми клетками с вниз направленными верхушками. По ним легко скатиться на дно кувшина. Эпидерма нижней части кувшина с тонкими наружными стенками, но с утолщенными боковыми; острые волоски, как пики торчащие со дна, сдерживают движения насекомых.

Как указывает А. Е. Васильев (1977), до сих пор не имеется обоснованных предположений о том, какие именно железистые структуры в полости кувшинов саррацений секретируют пищеварительные ферменты. Р. Баркхауз и Х. Вайнерт (1974), исследовавшие ультраструктуру клетки кувшинов саррацении желтой, предполагают, что секреция пищеварительных ферментов и поглощение растворенных веществ осуществляются непосредственно эпидермальными клетками нижней части кувшина. Кроме того, Н. Г. Холодный еще в 1948 г. отмечал, что эти эпидермальные клетки обладают также способностью выделять антисептические вещества, благодаря которым скопившиеся на дне урны мертвые насекомые, разлагаясь, почти не издают гнилостного запаха. Однако все вышеприведенные выводы авторов о функциональной деятельности эпидермальных клеток нижнего отдела ловчего аппарата саррацений экспериментально еще не доказаны.

По данным Р. М. Адамса и Дж. У. Смита (1977), на дне кувшинов саррацений постоянно живут бактерии, выделяющие пищеваритель-

ные ферменты, которые служат растению для переваривания насекомых. Клетки дна кувшина лишены кутикулы и приспособлены для поглощения переваренной пищи. Опыты Н. Л. Кристенсена (1978) показали, что мясная диета не только снабжает растение азотом, но и значительно увеличивает содержание в его тканях кальция, магния и калия.

Птицы часто пользуются трубками этих растений как кормушками, выклевывая из них еще не разложившихся насекомых. По свидетельству Й. Хеслоп-Харрисон (1976), в трубках саррацений находили остатки мелких древесных лягушек.

Некоторые насекомые приспособились к жизни внутри ловчих аппаратов насекомоядных растений, выделяя, видимо, какие-то вещества, инактивирующие действие пищеварительных ферментов. Д. Фиш (1976), специально занимавшийся этим вопросом, пишет, что в ловушках саррацений живет ночная моль и ее личинки, личинки мясной мухи, а также оса сфекс, которая внутри урн даже строит гнезда. Непрошеные жильцы не только уничтожают бóльшую часть насекомых, скопившихся в урнах, но и повреждают ткани листьев, отчего они после уже не могут функционировать как ловушки. Таким способом целым популяциям того или иного вида саррацений наносится значительный вред.

Некоторые виды саррацений очень декоративны и в ряде стран издавна культивируются. Особенно распространена в культуре саррацения желтая — эффектный многолетник с крупными бледно-оранжевыми цветками и сочными, изящно изогнутыми желто-зелеными кувшинчатыми листьями. В комнатной культуре это растение при обильном поливе и соответствующем уходе способно жить даже без подкормки его насекомыми. Не менее популярна саррацения пурпурная, цветки которой обладают превосходным ароматом фиалок. В листьях и надземных органах нескольких видов саррацений найден алкалоид саррацении, нашедший применение в медицине.

На горных склонах и прибрежных болотах западного побережья Северной Америки — в северо-западной части штата Калифорния и на юго-западе штата Орегон — произрастает *дарлингтония калифорнийская* (Darlingtonia californica, рис. 108, табл. 34) — единственный вид монотипного рода. Дарлингтония близка к роду саррацения, отличаясь лишь строением столбика с рыльцами, а также более сложной структурой ловчего аппарата. Зелено-пурпурные кувшины дарлингтонии со шлемовидной выпуклостью в верхней части, обычно не превышающие в длину 10—15 см, при особо благоприятных условиях могут достигать и 50 см.

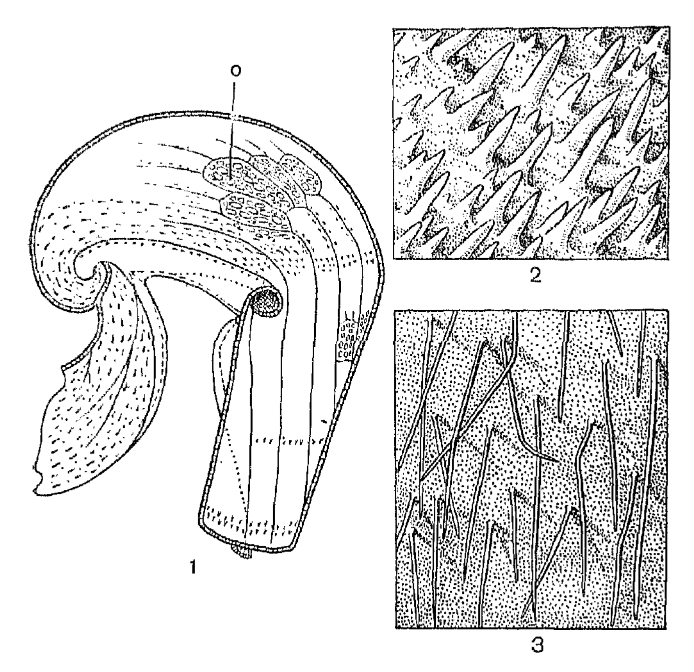


Рис. 108. Дарлингтония калифорнийская (Darlingtonia californica):

1 — продольный разрез верхней части кувшина (*о* — «окна» на крыше шлемика); *2* — направленные вверх волоски внутренней поверхности выроста; *3* — длинные, направленные вниз волоски, покрывающие всю внутреннюю поверхность кувшина.

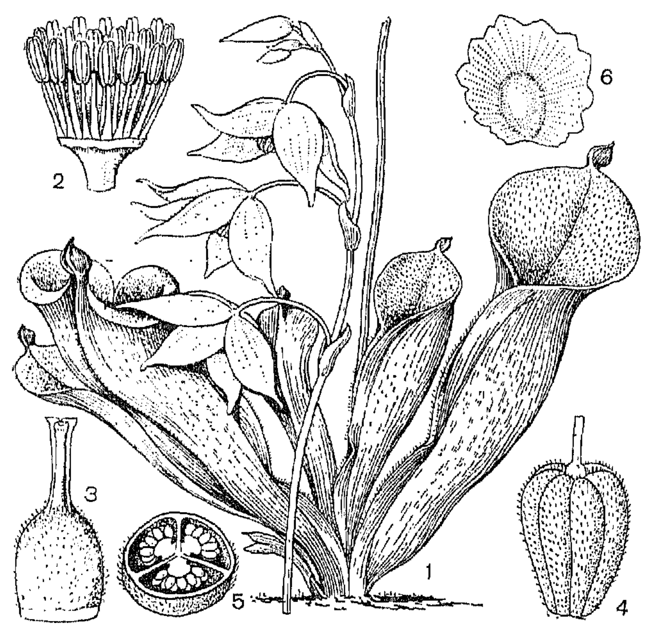


Рис. 109. Гелиамфора поникающая (Heliamphora nutans):

1 — общий вид растения; *2* — тычинки; *3* — гинецей; *4* — плод; *5* — поперечный разрез плода; *6* — семя.

Они, как яркие цветки, выглядывают из зеленой травы, приманивая расцветкой летающих насекомых. Сходство с цветком усиливается еще из-за двукрылого яркого лепестковидного выроста шлемика над входом в отверстие кувшина. Многочисленные нектароносные железки по обеим сторонам выроста вырабатывают сладкий секрет, аромат которого еще издали улавливают насекомые. Широкий во внешней части, вырост постепенно суживается, его края загибаются, образуя канавку, направляющую насекомых вовнутрь. Весь вырост усеян короткими прижатыми колючими волосками, наклоненными острием по направлению к отверстию урны, что вынуждает насекомых ползти только вперед, под шлемик. Внутренняя поверхность шлемика покрыта множеством железок, выделяющих нектар. Попадая в шлемик, насекомые обманываются полупрозрачными «окнами» на его стенках, представляющими собой участки с более тонкостенными клетками, через которые проникает слабый свет. Взлетев под крышу, насекомые неизбежно попадают в кувшин, на всем протяжении покрытый изнутри длинными, острыми, вниз направленными волосками. Для кувшинов дарлингтонии характерен их винтообразный изгиб, который препятствует пойманным насекомым выбраться наружу, а также несколько заглушает гнилостный запах, издаваемый разлагающейся добычей. По утверждению Ч. Даддингтона (1972), дарлингтония, как и саррацения, не вырабатывает пищеварительных ферментов; эта функция осуществляется бактериями, всегда присутствующими в жидкости кувшинов.

Кувшины дарлингтонии также служат убежищем для ночной моли и нескольких видов мух. Внутри некоторых листьев растения гусеницы моли опутывают острые гладкие волоски настолько плотной паутиной, что ловушки перестают функционировать по своему прямому назначению и становятся прекрасным теплым домом для куколок. Вылупившиеся бабочки легко выползают по той же паутине на поверхность листа. В других листьях часто обитают личинки мясной мухи, которые питаются разлагающимися насекомыми на дне кувшина. Взрослые личинки затем пробуравливают отверстие в стенке кувшина и выползают наружу. Сами же мухи свободно передвигаются в любом направлении по скользким внутренним стенкам кувшина благодаря длинным прицепкам на последнем сочленении ножек.

Представители рода гелиамфора (рис. 109), насчитывающего 6 видов, обитают на высокогорных болотах Гайаны и Венесуэлы. Ловчий аппарат у этих растений устроен более примитивно, чем у саррацении и дарлингтонии, представляя собой трубковидный лист с сомкнутыми краями, внутренняя поверхность которого, по описанию Р. М. Адамса и Дж. У. Смита (1977), может быть также разделена на 4 зоны. Верхняя часть листа, преобразованная в маленький, нависающий над урной отросток, несет на внутренней стороне многочисленные нектароносные железки. Здесь же наблюдается огромное количество палочковидных структур; вероятно, это бактерии, питающиеся нектаром.

Нектарники заходят и во вторую зону, которая представляет собой ленту на верхней поверхности урны, состоящую из длинных, направленных книзу волосков. Далее следует зона с гладкими, покрытыми воском стенками. Дно кувшина усеяно короткими стебельчатыми волосками, вероятно удерживающими насекомых (Ллойд, 1942). Пищеварение гелиамфор также осуществляется благодаря ферментам, выделяемым бактериями, которые во множестве обитают в секреторной жидкости на дне кувшина. Таким образом, биологические особенности гелиамфор схожи с таковыми саррацений и дарлингтонии.

ПОДКЛАСС ГАМАМЕЛИДИДЫ (HAMAMELIDIDAE)

Подкласс гамамелидид представляет собой одну из крупных ветвей родословного древа цветковых растений, которая берет начало непосредственно от магнолиид, притом, вероятно, от наиболее примитивных и древних их представителей. Среди гамамелидид еще сохранились бессосудистые формы с очень примитивной организацией проводящей системы, но у них уже нет ни примитивных типов цветка, ни однобороздных пыльцевых зерен. Основной линией эволюции гамамелидид является постепенный переход от энтомофилии к анемофилии, хотя в некоторых случаях у них возникли довольно сложные формы насекомоопыления. В подклассе 14 порядков, составляющих два надпорядка.

Надпорядок 1. Гамамелисовые (Hamamelidanae)

Порядок 1. Троходендровые (Trochodendrales). Деревья с очередными цельными листьями, снабженными прилистниками или без них. Устьица с 2—5 побочными клетками. Ксилема бессосудистая. Трахеиды очень длинные, в ранней древесине с лестничными окаймленными порами, в поздней древесине трахеиды более узкие, снабжены округлыми окаймленными порами. Лучи примитивного типа. Цветки небольшие, в многоцветковых верхушечных соцветиях, обоеполые, безлепестные или вовсе без околоцветника. Тычинки многочисленные или их только 4; пыльники вскрывающиеся продольно. Пыльцевые зерна трехбороздные, с сетчатой поверхностью; пленка борозд зернистая. Гинецей синкарпный, из 5—11 или 4 плодолистиков. Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный. Плод — синкарпная многолистовка. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. По строению узла, примитивной, бессосудистой древесине порядок троходендровых приближается к порядку магнолиевых, но по строению цветка, соцветия и оболочки пыльцевых зерен троходендровые стоят ближе к гамамелисовым. Во многих отношениях троходендровые занимают как бы промежуточное положение между порядками магнолиевых и гамамелисовых, но по совокупности признаков они стоят ближе к последним. Есть все основания предполагать, что порядок гамамелисовых, как и весь подкласс гамамелидид, произошел от предков, родственных ныне живущим троходендровым.

Семейства: троходендровые и тетрацентровые.

Порядок 2. Багрянниковые, или церцидифилловые (Cercidiphyllales). Деревья с цельными городчато-пильчатыми листьями, снабженными прилистниками. Устьица без побочных клеток. Членики сосудов с лестничной перфорацией. Лучи примитивного типа. Цветки в очень густых, мелких, сильно редуцированных кистях, двудомные, лишенные околоцветника. Тычинок 8—13; пыльники с коротким

надсвязником, вскрывающиеся продольно. Пыльцевые зерна трехбороздные, с тонкосетчатой поверхностью и тонкозернистой пленкой борозды. Гинецей из 1 плодолистика, постепенно суженного в тонкий столбик с низбегающим рыльцем. Семязачатки многочисленные, анатропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный. Плод — листовка. Семена сплющенные, крылатые, с крупным зародышем и скудным эндоспермом.

Семейство багрянниковые, или церцидифилловые.

Порядок 3. Эвптелейные (Eupteleales). Небольшие деревья или кустарники с очередными, цельными, зубчатыми листьями, лишенными прилистников. Устьица без побочных клеток. Перфорация члеников сосудов лестничная, с 20 — 90 перекладинами. Лучи примитивного типа. Цветки в 6—12-цветковых пазушных соцветиях, обоеполые, лишенные околоцветника. Тычинки многочисленные, расположенные однорядно на уплощенном расширенном цветоложе; пыльники вскрываются продольно. Пыльцевые зерна трехбороздные или рассеянно-5—7-бороздные, с мелкосетчатой поверхностью и крупнозернистой пленкой борозды. Гинецей апокарпный, циклический, из 6—18 плодолистиков; плодолистики на длинных ножках, косые, без столбика, с низбегающим рыльцем. Семязачатки анатропные, битегмальные и крассинуцеллятные. Плодики — маленькие крылатые орешки. Семена с маленьким зародышем и обильным маслянистым эндоспермом.

Семейство эвптелейные.

Порядок 4. Дидимелесовые (Didymelales). Деревья с очередными цельными листьями, лишенными прилистников. Устьица окружены кольцом из 4—10 побочных клеток. Перфорация члеников сосудов лестничная, с 6—25 тонкими перекладинами. Древесинная паренхима отсутствует. Лучи примитивного типа. Цветки мелкие, в кистевидных соцветиях, двудомные, безлепестные, а мужские также без чашечки. Тычинок 2, со сросшимися нитями; пыльники почти сидячие, вскрывающиеся продольно. Пыльцевые зерна трехбороздные, с сетчатой поверхностью. Гинецей из 1 плодолистика; рыльце косо усеченное или низбегающее. Семязачатки гемитропные, по одному в каждом плодолистике. Плодики — крупные костянки. Семена без эндосперма, зародыш инвертированный, с толстыми семядолями.

Семейство дидимелесовые.

Порядок 5. Гамамелисовые (Hamamelidales). Деревья и кустарники с очередными или реже супротивными цельными или лопастными листьями, снабженными прилистниками. Устьица с одной или несколькими побочными клетками или без них. Членики сосудов большей частью с лестничной перфорацией, иногда с большим числом перекладин. Цветки в густых бокоцветных соцветиях, обоеполые или однополые, с двойным околоцветником или безлепестные, иногда вовсе без околоцветника. Тычинки обычно с надсвязником. Пыльцевые зерна от трехбороздных до многопоровых. Гинецей апокарпный или чаще ценокарпный (обычно синкарпный), большей частью из 2, реже из 3—8 плодолистиков. Семязачатки обычно анатропные, редко ортотропные (платан), битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Семена обычно с крупным зародышем и скудным эндоспермом. Порядок гамамелисовых служит связующим звеном между троходендровыми, с одной стороны, и порядками казуариновых, крапивных, буковых и прочими — с другой.

Семейства: гамамелисовые, платановые, миротамновые, дафнифилловые, самшитовые, симмондсиевые.

Порядок 6. Эвкоммиевые (Eucommiales). Деревья с симподиальными стеблями и очередными простыми листьями, лишенными прилистников. Почки защищены чешуйками. Устьица без побочных клеток. В вегетативных органах имеются нечленистые млечные клетки, содержащие гуттаперчу. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки в бокоцветных соцветиях, двудомные, лишенные околоцветника. Мужские цветки из (4) 5—12 (иногда больше) тычинок. Пыльцевые зерна трехбороздные, борозды неравной длины, с неясно выраженными порами в центре каждой борозды и с зернистой пленкой. Гинецей псевдомономерный, состоящий из 2 плодолистиков, с загнутыми кнаружи столбиками, с рыльцевой поверхностью на внутренней (верхней) их стороне. Семязачатков 2, анатропных. Эндосперм целлюлярный. Семязачатки унитегмальные и слабо крассинуцеллятные. Плод нераскрывающийся, сплюснутый и крылатый, односемянный. Семя с прямым зародышем и обильным эндоспермом.

Семейство эвкоммиевые.

Порядок 7. Крапивные (Urticales). Деревья, кустарники и травы. Листья почти всегда очередные (очень редко супротивные), простые, обычно с прилистниками, часто срастающимися и образующими колпачки. Для многих представителей характерно наличие цистолитов. Очень часто имеются нечленистые млечники. Устьица разных типов. Членики сосу-

дов всегда с простой перфорацией. Цветки обычно собраны в верхоцветные соцветия, иногда очень сложного строения, редко одиночные, циклические, 2-членные или же 3- или 5-членные, обычно однополые, безлепестные, с маленькой чашечкой, редко голые. Тычинки противостоят чашелистикам и большей частью в одинаковом с ними числе, редко тычинок больше. Пыльцевые зерна дву— многопоровые. Гинецей псевдомономерный, из 2 плодолистиков; завязь верхняя или нижняя, обычно одногнездная. Семязачатки битегмальные и крассинуцеллятные. Анемофилия или редко сложная вторичная энтомофилия. Для некоторых представителей характерна халазогамия. Эндосперм нуклеарный. У многих представителей встречаются сложные и специализированные соплодия. Семена с эндоспермом или без него. Происхождение, вероятно, общее с эвкоммиевыми, от порядка гамамелисовых.

Семейства: ильмовые, тутовые, коноплевые, цекропиевые, крапивные.

Порядок 8. Барбеевые (Barbeyales). Деревья с супротивными, простыми, цельными листьями, лишенными прилистников. Устьица без побочных клеток. Членики сосудов с простой перфорацией, но ситовидные пластинки очень косые и сложные, с 10—20 ситовидными участками. Цветки в коротких пазушных 3-цветковых верхоцветниках (дихазиях), двудомные, безлепестные, лишенные прицветников и прицветничков. Чашелистиков 3—4, у основания слегка сросшихся, в женских цветках увеличенных, перепончатых. Тычинок 6—9 (до 12); нити очень короткие; пыльники с маленьким остроконечным надсвязником, вскрывающиеся продольно. Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые, борозды узкие, с зернистой пленкой. Гинецей из 1—3 (чаще всего 2) плодолистиков; каждый плодолистик с длинным отогнутым столбиком, окруженным со всех сторон рыльцевой поверхностью, и с 1 висячим семязачатком. Семязачатки анатропные, унитегмальные. Плод сухой, нераскрывающийся, с тонким жилковатым околоплодником. Чашелистики при плодах разрастаются. Семя с пленчатой кожурой, с прямым зародышем и без эндосперма. Происхождение, вероятно, от порядка гамамелисовых или его ближайших предков.

Семейство барбеевые.

Порядок 9. Казуариновые (Casuarinales). Деревья и кустарники с тонкими прутьевидными ветвями, выходящими из пазух мутовчато расположенных, мелких, чешуевидных листьев, большей частью сросшихся в зубчатые влагалища и лишенных прилистников. Устьица с 2 побочными клетками. Членики сосудов с лестничной и простой перфорацией или только с простой перфорацией. Лучи специализированного типа. Цветки в колосовидных соцветиях, мелкие, однополые, лишенные околоцветника. Тычинка всегда 1; пыльники вскрываются продольно. Пыльцевые зерна (2) 3(—5)-поровые. Гинецей псевдомономерный, из 2 плодолистиков и с 2 очень длинными, у основания коротко сросшимися, нитевидными столбиками; завязь первоначально 2-гнездная, но функционирует лишь переднее гнездо, которое содержит 2, редко 3 или 4 семязачатка. Семязачатки гемитропные, битегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод сухой, односемянный с кожистым крыловидным выростом, при созревании вскрывается двумя створками. Семя сросшееся с околоплодником, с большим прямым зародышем и без эндосперма. Происхождение, вероятно, общее с буковыми, от гамамелисовых.

Семейство казуариновые.

Порядок 10. Буковые (Fagales). Деревья и кустарники. Листья очередные, цельные или лопастные, обычно с опадающими прилистниками. Устьица без побочных клеток. Членики сосудов с лестничной или простой перфорацией. Лучи специализированного типа. Цветки в более или менее редуцированных дихазиях, собранных в сложные соцветия, мелкие, невзрачные, однополые, безлепестные. Чашелистиков 4—7, чешуевидных, более или менее сросшихся, причем у березовых они сильно редуцированы или отсутствуют. Тычинок 2—40 (чаще всего 4—12), редко только 1 тычинка; нити свободные или реже сросшиеся у основания; пыльники вскрываются продольно. Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые или 3—7-поровые. Гинецей синкарпный, из 2—9 (большей частью из 3 или 2) плодолистиков; завязь нижняя, с 1—2 висячими семязачатками в каждом гнезде, столбики свободные или почти свободные. Семязачатки анатропные, редко кампилотропные (лещина), битегмальные или унитегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод сухой, нераскрывающийся, с кожистым или твердым околоплодником. Семя с крупным зародышем и без эндосперма. Происхождение, вероятно, непосредственно от гамамелисовых.

Семейства: буковые, березовые.

Порядок 11. Баланоповые (Balanopales). Деревья или кустарники с очередными или более или менее мутовчато сближенными цельными листьями, лишенными прилистников. Устьица без побочных клеток. Перфорация

члеников сосудов лестничная, с 10—20 и более тонких перекладин. Цветки мелкие, невзрачные, двудомные, лишенные околоцветника. Мужские цветки в маленьких сережковидных соцветиях, сильно редуцированные. Пыльники вскрываются продольно. Пыльцевые зерна с 3—4 (5) короткими бороздами или поровидными экваториальными апертурами. Женские цветки одиночные, в пазухах очень мелких чешуй (сережковидное соцветие, редуцированное до одного цветка). Гинецей синкарпный или переходный к паракарпному, из 2 или реже 3 плодолистиков, с 2 или 3 глубоко двураздельными, у основания сросшимися столбиками; завязь 2—3-гнездная, с 2 семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки унитегмальные. Плод костянкообразный, с тонким мясистым слоем, окруженным у основания плюской из большого числа черепитчато налегающих чешуевидных листьев, содержащий 2 или реже 3 односемянные косточки. Семена с довольно крупным зародышем, окруженным очень тонким слоем эндосперма. Происхождение, вероятно, общее с буковыми.

Семейство баланоповые.

Порядок 12. Лейтнериевые (Leitneriales). Деревья или кустарники с очередными цельными листьями, лишенными прилистников. Устьица без побочных клеток. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки мелкие, в сережках, двудомные. Мужские цветки без околоцветника, но женские цветки у основания обычно окружены 4 (реже больше или меньше) очень мелкими чешуевидными чашелистиками. В каждом мужском цветке по 1—4 тычинки. Пыльцевые зерна 3—4-бороздно-поровые. Гинецей мономерный, плодолистик один, с согнутым столбиком и низбегающим рыльцем, с одним семязачатком. Семязачатки амфитропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод костянковидный. Семя с прямым длинным зародышем и тонким мясистым эндоспермом. Происхождение, вероятно, от гамамелисовых.

Семейство лейтнериевые.

Надпорядок 2. Ореховые (Juglandanae)

Порядок 13. Мириковые (Myricales). Небольшие деревца или кустарники с очередными цельными или реже перистолопастными листьями без прилистников. Устьица без побочных клеток. Членики сосудов с лестничной или простой перфорацией. Цветки мелкие, в сережках, обычно однополые, лишенные околоцветника. Тычинок большей частью 4, реже меньше или больше. Пыльцевые зерна обычно трехпоровые. Гинецей синкарпный, состоящий из 2 плодолистиков, большей частью с длинными, у основания коротко сросшимися или почти свободными столбиками; завязь одногнездная, с 1 семязачатком. Семязачатки ортотропные, унитегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плоды костянковидные. Семена с прямым зародышем и обычно без эндосперма. Происхождение, вероятно, от гамамелисовых.

Семейство мириковые.

Порядок 14. Ореховые (Juglandales). Деревья, редко кустарники с очередными или реже супротивными перистыми листьями, большей частью лишенными прилистников. Устьица без побочных клеток. Членики сосудов с лестничной или простой перфорацией. Цветки обычно в сережках, большей частью однополые, безлепестные. Чашелистиков обычно 4. Пыльники вскрываются продольно. Пыльцевые зерна 3(4)-бороздно-поровые или 3 — многопоровые. Гинецей синкарпный, из 2 плодолистиков, с 2 свободными столбиками; завязь верхняя (роиптелейные) или нижняя (ореховые). Семязачатки анатропные (роиптелейные) или ортотропные (ореховые), битегмальные (роиптелейные) или унитегмальные (ореховые), крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Семена с крупным зародышем, без эндосперма. Происхождение, вероятно, общее с мириковыми.

Семейства: роиптелейные и ореховые.

ПОРЯДОК ТРОХОДЕНДРОВЫЕ (TROCHODENDRALES)

СЕМЕЙСТВО ТРОХОДЕНДРОВЫЕ (TROCHODENDRACEAE)

Единственный представитель этого семейства — *троходендрон аралиевидный* (Trochodendron aralioides, рис. 110) относится к числу наиболее замечательных «живых ископаемых» Восточно-Азиатской флористической области. Это растение давно привлекает внимание ботаников, и ему посвящен ряд важных исследований, начиная с работ А. Эйхлера (1864) и Ф. Ван Тигема (1900) и кончая работами И. Бейли и Ш. Наст (1945), Н. В. Первухиной и М. Д. Иоффе (1962).

Троходендрон аралиевидный был впервые описан в 1835 г. во «Флоре Японии» Ф. Зибольда и Й. Цуккарини. В Японии он произрастает в горах на островах Хонсю, Сикоку и Кюсю,

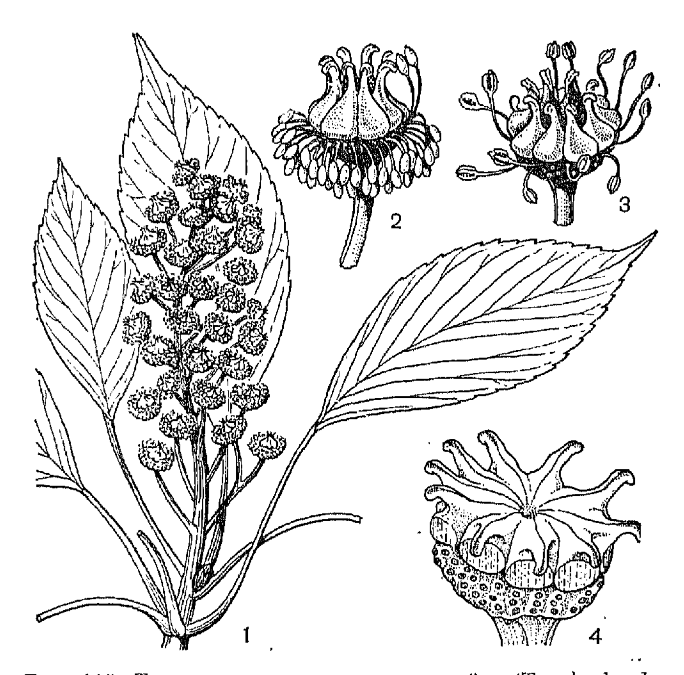


Рис. 110. Троходендрон аралиевидный (Trochodendron aralioides):

1 — цветущая ветка; *2* и *3* — цветки на разных стадиях развития; *4* — плод.

где приурочен к буковым или смешанным хвойно-широколиственным лесам. Позднее он был обнаружен также в южной части Корейского полуострова и на островах Рюкю и Тайвань. На Тайване он встречается в высокогорьях (на высоте от 2000 до 3000 м над уровнем моря) центральных хребтов, где иногда образует чистые насаждения, а также вдоль горячих серных источников на высоте 600—800 м над уровнем моря в северной части острова.

Троходендрон — вечнозеленое дерево высотой от 5 до 25 м, с очередными, простыми, перистонервными, кожистыми листьями, снабженными длинными черешками и лишенными прилистников (рис. 110). Почки крупные, с многими черепитчатыми чешуями. Устьица довольно своеобразного строения: по обе стороны от замыкающих клеток и параллельно их продольной оси находится от 2 до 4 побочных клеток, а к устьичным полюсам примыкают одна или две обычные клетки эпидермы. Но если устьичный аппарат троходендрона относительно специализирован, то его проводящая система чрезвычайно примитивна. Ксилема лишена сосудов и водопроводящие элементы представлены исключительно трахеидами. Кроме того, трахеиды гораздо более примитивные, чем у большинства современных голосеменных. Это очень длинные трахеиды, которые в ранней древесине имеют лестничные окаймленные поры, а в более узких трахеидах поздней древесины принимают более или менее округлые очертания. Все другие элементы проводящей системы также очень примитивные. В строении репродуктивных органов уже много признаков специализации.

Цветки небольшие, в коротких, верхушечных, прямостоячих, многолучевых, кистевидных верхоцветниках (кистевидных плейохазиях), обоеполые, лишенные околоцветника, с 2 довольно сильно редуцированными прицветничками, приросшими к цветоножке и цветоложу. Отсутствие околоцветника компенсируется многочисленными (обычно около 70) и расположенными по спирали тычинками с линейными нитями, которые своими основаниями приросли к нижней и отчасти средней части плодолистиков. Плодолистиков большей частью 5—11, чаще всего 7—9 (у верхушечных цветков иногда до 15—17), сросшихся между собой боковыми поверхностями, причем срастание проявляется в слиянии не только паренхимных тканей, но и боковых проводящих пучков соседних плодолистиков; столбики короткие, отогнутые наружу, с низбегающим двухгребневым рыльцем (примитивный признак); в результате срастания тычиночных нитей с нижней частью плодолистиков завязь троходендрона можно рассматривать как полунижнюю. Спинная часть плодолистиков выпуклая и играет роль нектарников. В каждом гнезде завязи закладывается по 25—30 висячих семязачатков, но значительная их часть остается стерильной. Форма семязачатков крайне своеобразна. Они образуют длинные субхалазальные выросты, удлиняющиеся в процессе формирования семени и сохраняющиеся до его созревания. По мнению Н. В. Первухиной и М. Д. Иоффе (1962), развитие этого субхалазального выроста, вероятно, связано с тем, что к моменту цветения полость завязи заполнена слизистым веществом, содержащим белки и танины. Авторы высказывают предположение о гаусториальной функции субхалазального выроста.

Отсутствие околоцветника в цветках троходендрона давало повод к предположению, что он опыляется ветром. В действительности троходендрон — растение насекомоопыляемое. Его крупные соцветия хорошо заметны в период цветения благодаря ярко-желтой пыльце на раскрытых пыльниках, а приятный запах цветков разносится довольно далеко, особенно утром в солнечную погоду. Цветки посещаются пчелами, бабочками и другими насекомыми. Кроме пыльцы, они находят в цветках троходендрона нектар, обильно выделяющийся на выпуклых спинных частях плодолистиков. Как показали наблюдения китайского ботаника

Х. Кенга (1959), в окрестностях города Тайбэй (остров Тайвань) около половины деревьев протандричны, остальные протогиничны. У протогиничных цветков как тычинки, так и гинецей хорошо развиты, и, следовательно, они функционально обоеполые. Что же касается протандричных цветков, то столбики у них первое время плотно прижаты друг к другу и расходятся лишь после раскрывания пыльников.

По наблюдению Кенга, плоды у протандричных деревьев не завязываются, но это нуждается в подтверждении наблюдениями в других частях ареала троходендрона.

Плод троходендрона представляет собой синкарпную многолистовку. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Они снабжены хорошо развитым субхалазальным придатком, который способствует распространению их ветром.

Троходендрон высоко ценится как декоративное растение.

СЕМЕЙСТВО ТЕТРАЦЕНТРОВЫЕ (TETRACENTRACEAE)

Как и троходендровые, тетрацентровые — семейство монотипное, эндемичное для Восточно-Азиатской флористической области. Его единственный представитель — *тетрацентрон китайский* (Tetracentron sinense, рис. 111)— встречается в Гималаях (где на западе доходит до Восточного Непала), в Северной Бирме и в Юго-Западном и Центральном Китае. Он произрастает в вечнозеленых и листопадных горных лесах, в том числе в мшистых лесах, где является одним из характерных компонентов. Тетрацентрон часто достигает внушительных размеров (высотой до 30 м и диаметром более 1 м). По словам известного дендролога А. Редера (1947), это одно из самых высоких листопадных деревьев Китая.

Тетрацентрон имеет гладкую кору и тонкие почки с двумя кроющими чешуями. Листья у него очередные, с пальчатым жилкованием, с прилистниками, приросшими к тонким черешкам (рис. 111). Устьица с 2 побочными клетками, параллельными поре, или с 4—5 побочными клетками, окружающими замыкающие клетки. Строение проводящей системы очень сходно с таковым троходендрона.

Цветки тетрацентрона мелкие, сидящие в пазухах мелких прицветников, собранные в длинные, тонкие, висячие, многоцветковые колосья. Они обоеполые, 4-членные, безлепестные, но, в отличие от троходендрона, с 4 яйцевидными

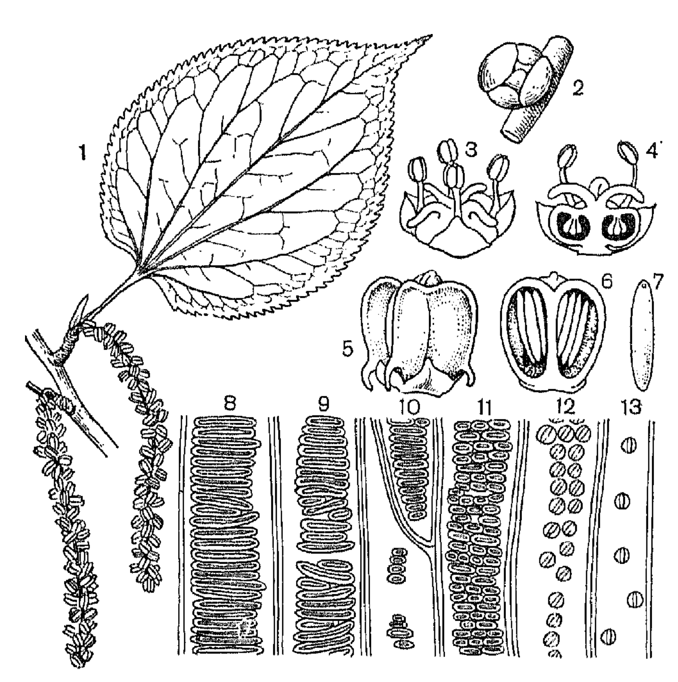


Рис. 111. Тетрацентрон китайский (Tetracentron sinense):

1 — цветущая ветка; *2* — бутон; *3* — цветок; *4* — цветок в разрезе; *5* — плод; *6* — продольный разрез плода; *7* — семя; *8*—*13* — радиальный разрез через древесину — видны переходы от лестничных трахеид (*8*) к трахеидам с округлыми окаймленными порами (*13*).

чашелистиками. Тычинок 4, супротивных чашелистикам и чередующихся с плодолистиками. Плодолистиков также 4, сросшихся между собой боковыми поверхностями. Столбики вначале несколько загнуты назад, но позднее они переходят сперва в боковое положение, а затем в результате наступающего после цветения очень неравномерного роста завязи и резкого изменения ее формы становятся базальными. В каждом гнезде завязи по 5—6 семязачатков, они висячие, со слабо развитым субхалазальным выступом.

В отличие от троходендрона тетрацентрон — анемофильное растение, но, как показывает явственно скульптированная поверхность пыльцевых зерен, предки его должны были опыляться насекомыми.

Плод—синкарпная многолистовка. Семена линейно-продолговатые, очень сходные с семенами троходендрона и также распространяются ветром.

Тетрацентрон представляет интерес для декоративного садоводства в странах с теплоумеренным и субтропическим климатом, но его культура пока не получила широкого распространения.

ПОРЯДОК БАГРЯННИКОВЫЕ, ИЛИ ЦЕРЦИДИФИЛЛОВЫЕ (CERCIDIPHYLLALES)

СЕМЕЙСТВО БАГРЯННИКОВЫЕ, ИЛИ ЦЕРЦИДИФИЛЛОВЫЕ (CERCIDIPHYLLACEAE)

В садах и парках Прибалтики, Ленинграда, Москвы, Белоруссии, Украины, Черноморского побережья и в Средней Азии изредка встречается невысокое изящное деревце или кустарник. Это *багрянник*, или *церцидифиллум японский* (Cercidiphyllum japonicum, рис. 112), особенно эффектный весной, когда его молодые листья пурпурно-розовые. Летом листья багрянника меняют окраску и уже резко не выделяются среди окружающей зелени; сверху они становятся темными синевато-зелеными, а снизу — сизыми или беловатыми.

Внимательно присмотревшись к багряннику, можно увидеть, что листья на одном и том же дереве различной формы (явление гетерофиллии). На удлиненных годовалых побегах супротивно или почти супротивно расположенные листья варьируют от широкояйцевидных до эллиптических и почти треугольных; на укороченных побегах листорасположение очередное, листья от широкосердцевидных до почковидных, с городчато-тупозубчатым краем и пальчатопетлевидным жилкованием (рис. 112). Форма и характер жилкования листьев багрянника очень характерны, вследствие чего они хорошо распознаются даже на ископаемых отпечатках. Палеоботаники в своей работе часто сталкиваются с отпечатками листьев багрянников, так как в начале третичного периода они были распространены гораздо шире, чем теперь.

Багрянники — двудомные листопадные деревья. Их лишенные околоцветника, однополые и опыляемые ветром цветки собраны в сильно редуцированные соцветия (уплотненные кисти), внешне имитирующие одиночный цветок. Тычинок 8—13 (иногда больше), с длинными тонкими свисающими нитями, с длинными красноватыми пыльниками и с коротким коническим надсвязником. Гинецей, состоящий из 1 плодолистика, кверху постепенно суживается в длинный тонкий розово-пурпурный столбик с низбегающим рыльцем. Плод багрянника — стручковидная многосемянная однолистовка, содержащая мелкие крылатые семена.

Цветение багрянника происходит весной или до развертывания листьев, или в начале их появления. Багрянник японский может расти на высоте до 1800 м над уровнем моря, встречаясь в лиственных и смешанных лесах Японии, а также на острове Кунашир (Курильские острова). Багрянник японский у себя на родине и в благоприятных условиях достигает в высоту 30 м и в диаметре до 2 м, представляя собой одно из крупнейших лиственных деревьев умеренной зоны Восточной Азии. Он обитает чаще всего в глубине леса и растет

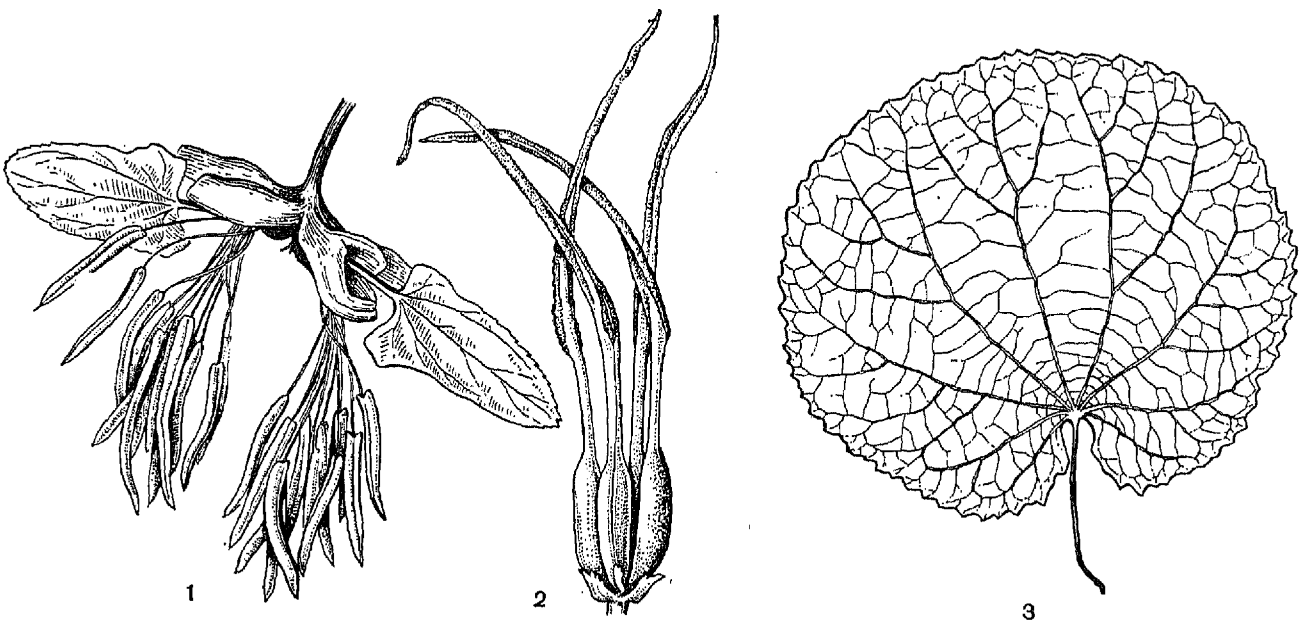


Рис. 112. Багрянник, или церцидифиллум японский (Cercidiphyllum japonicum):
1 — мужские соцветия; *2* — женские цветки (каждый цветок представлен одним голым плодолистиком); *3* — лист.

от основания несколькими стволами. В континентальном Китае багрянник японский представлен особой географической расой, которая иногда рассматривается как отдельный вид — *багрянник китайский* (C. sinense). Он встречается обычно на более открытых местах, лучше всего развиваясь на лесных прогалинах, на влажных богатых почвах и вблизи горных потоков. Отличается от японской расы внешним обликом — обычно это высокое (до 40 м) одноствольное дерево с листьями, снизу по жилкам волосистыми. В высокогорных лесах острова Хонсю произрастает особая раса багрянника, характеризующаяся более крупными листьями и несколько иной формы, чем у типичного багрянника японского, а также тем, что семена крылатые с обеих сторон. Она иногда выделяется в отдельный вид под названием *багрянника величественного* (C. magnificum).

Древесина багрянников высоко ценится; она мягкая, легкая, хорошо обрабатывается, полируется и окрашивается, имеет красивую текстуру; используется для изготовления мебели, чертежных досок, отделки интерьеров и в строительном деле.

ПОРЯДОК ЭВПТЕЛЕЙНЫЕ (EUPTELEALES)

СЕМЕЙСТВО ЭВПТЕЛЕЙНЫЕ (EUPTELEACEAE)

Эвптелейные включают один род — *эвптелея* (Eupteiea), состоящий из 2 видов — *эвптелеи многотычиночной* (E. polyandra, рис. 113, табл. 35) и *эвптелеи многосемянной* (E. pleiosperma). Эвптелея — небольшое стройное деревце или кустарник (высотой 5—12 м) с серым шершавым стволом, с раскидистыми длинными ветвями, несущими многочисленные короткие боковые ветки (последние развиваются только из пазушных почек, так как терминальные всегда отмирают). Растение напоминает по облику липу. Почки заостренные, темные, блестящие, с многочисленными (15—20) чешуями, рубцы от которых сохраняются на ветвях в основании каждого годичного побега. Листья очередные, длинночерешковые, неровнозубчатые, от продолговато-эллиптических до дельтовидно-овальных, с заостренной верхушкой, широко клиновидным, округлым или усеченным основанием (рис. 113). Они либо голые, либо опушенные (систематический видовой признак) простыми одноклеточными или однорядными волосками, иногда щетинистыми. Жилкование перистонервное. Прилистников нет. Кора стебля с крупными скоплениями кристаллов. Сердцевина состоит из относительно толстостенных клеток, наполненных крахмалом. В черешках, коре и сердцевине имеются секреторные клетки.

В 6—12-цветковом пазушном соцветии одиночные довольно мелкие цветки располагаются на оси по спирали в пазухах чешуй. Цветки анемофильные, протандричные, с билатеральной симметрией, обоеполые. Функцию отсутствующего околоцветника выполняют многочисленные тычинки, плотно сидящие кольцом на периферии сильно расширенного цветоложа. Тычинки с тонкими нитями, карминово-оранжево-красными или желтыми широкими связниками, крупными экстрорзными пыльниками с длинными надсвязниками. Пыльца легкая, типично анемофильная.

Вторая, внутренняя мутовка цветка образована 6—18 зелеными свободными косыми плодолистиками на длинных ножках, с низбегающим белым от папилл рыльцем (рис. 113). В каждом плодолистике по 1—3 (реже 4) вентрально прикрепленных семязачатка. Плоды эвптелеи — мелкие, плоские, асимметрично снизу расширенные, односемянные (реже с бóльшим числом семян), крылатые орешки или крылатки, красноватые или пурпурные при созревании, окруженные пленчатым околоплодником. Разносятся плоды даже слабым дуновением ветерка. Семена мелкие, эллипсоидальные или овальные, заостренные у основания, слабоуплощенные, блестящие, черновато-каштановые, с сетчато-скульптированной поверхностью (рис. 113). Зародыш маленький, приурочен к основанию семени. Эндосперм крупный, маслянистый.

Заложение цветков в пазушной почке происходит летом в год, предшествующий цветению. Развиваются части цветка быстро, и к зиме тычинки оказываются сформированными, завязи же очень маленькие, в зачаточном состоянии. Почки разворачиваются в марте—начале апреля. Пыльники свешиваются из них на сильно вытянутых эластичных тычиночных нитях, раскачиваются от малейшего ветерка и рассеивают облачка легкой сухой пыльцы. В основании цветка при цветении между тычиночными нитями просовываются рыльца, ранее скрытые за пыльниками.

Характерно, что между опылением и оплодотворением проходит не менее 2 месяцев, за которые в завязи успевает сформироваться зародышевый мешок. Листья и вегетативная терминальная часть почки разрастаются сразу после опыления. Тычинки быстро засыхают и отваливаются. Интересно, что такова же

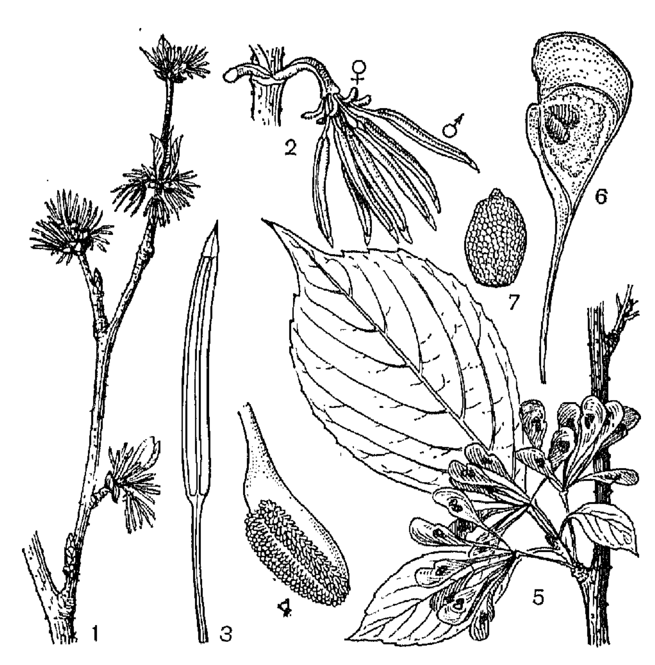


Рис. 113. Эвптелея многотычиночная (Euptelea polyandra):

1 — ветвь с цветками; *2* — цветок с длинными пылящими тычинками и выступающими рыльцами между основаниями тонких тычиночных нитей; *3* — тычинка с длинными пыльниками и длинным разрастающимся связником; *4* — рыльце во время цветения; *5* — ветвь со зрелыми плодами; *6* — зрелый плод; *7* — семя.

судьба и плодолистиков большинства цветков, но причина этого пока неизвестна. Таким образом, функционально такие цветки оказываются мужскими. Лишь в незначительном количестве цветков развиваются плоды, и такие цветки приобретают вид чисто женских, тогда как во время цветения они выглядели как мужские. Хотя плоды созревают к осени, но иногда они долго висят на растении, чуть ли не всю зиму. Обычно плоды и побуревшие листья опадают к зиме, а длинные плодоножки зимуют.

Эвптелея встречается в горных лесах Восточных Гималаев, гор Мишми, Юго-Западного и Центрального Китая и Японии. Виды эвптелеи отличаются экологически. Японская эвптелея многотычиночная селится на открытых солнечных местах, около рек, ручьев, у влажных подошв гор. В горы поднимается до 400—1500 м. Гималайско-китайская эвптелея многосемянная произрастает, наоборот, часто в густой тени, в лесах, иногда в глухих горных ущельях.

Промышленного значения эвптелея не имеет. Деревце это не блещет особой красотой, но оно довольно широко культивируется в Северной Америке.

ПОРЯДОК ДИДИМЕЛЕСОВЫЕ (DIDYMELALES)

СЕМЕЙСТВО ДИДИМЕЛЕСОВЫЕ (DIDYMELACEAE)

Род *дидимелес* (Didymeles) является характерным представителем исключительно интересной флоры Мадагаскара, характеризующейся высоким эндемизмом. «Музеем древностей» называют иногда Мадагаскар, так как многие из животных и растений, обитающих там, являются реликтами минувших эпох. К таковым принадлежит и род дидимелес, составляющий монотипное семейство в порядке дидимелесовых и являющийся дожившим до наших дней реликтом флоры мелового периода. Дидимелес известен из двух географических областей Мадагаскара. Один из видов, *дидимелес мадагаскарский* (D. madagascariensis, рис. 114), обитает в литоральных лесах равнинной части восточного побережья Мадагаскара (провинция Таматаве); другой, открытый спустя 132 года после первого,— *дидимелес Перье* (D. perrieri) — встречается в горах (массив Царатанана) северо-восточной части острова.

Дидимелесы — невысокие (12—15 м), слегка раскидистые вечнозеленые деревья с крупными очередными листьями на черешках. Впервые открытые в конце XVIII в., они поразили ботаников простотой устройства своих цветков. Цветки дидимелеса двудомные, в кистевидных или колосовидных соцветиях. Мужские цветки состоят из двух тычинок со сросшимися короткими нитями и двух окружающих их чешуек. Женские цветки, обычно расположенные парами, состоят из одного плодолистика с низбегающим или косо усеченным рыльцем и 1—4 рудиментарных чешуевидных чашелистиков. Односемянные плодики — костянки — зеленого цвета, с сохраняющимися на их верхушке остатками рылец, также часто располагаются парами. От этой сдвоенности частей репродуктивных органов растения и произведено его научное название Didymeles (от греч. didymos — сдвоенный и melos — член).

Первоначально предполагали, что два расположенных рядом плодолистика дидимелеса мадагаскарского составляют один цветок. Но открытие женских экземпляров второго вида этого рода, дидимелеса Перье, плодолистики которого не всегда располагаются парами, но часто по 1 или 3, позволило установить одноплодолистиковую мономерную природу гинецея этого растения. Мономерность гинецея подтверждается и расположением плодо-

листиков спинной (дорсальной) стороной наружу, как это обычно свойственно однoплодолистиковым гинецеям. Установление мономерной природы гинецея дидимелеса позволяет искать родственные связи этого интересного семейства среди однoплодолистиковых групп растений и, в частности, сближать его с лейтнериевыми (Leitneriales), с которыми он имеет сходство также в морфологии плода, в расположении эпитропного семязачатка, в строении околоцветника. В то же время дидимелес обладает набором своеобразных признаков, достаточно четко отличающих его как от лейтнериевых, так и от всех других современных семейств. Это и уникальное строение трехбороздной пыльцы с двумя оровыми бороздами и с продольными утолщениями в мембране каждой борозды, и своеобразное анатомическое строение листьев, лишенных секреторных каналов и снабженных энциклоцитным устьичным аппаратом, и отсутствие древесинной паренхимы, и своеобразное строение эпитропного семязачатка, вытянутого на верхушке в выраженную шейку. Все это говорит о значительной обособленности и изолированности данной древней группы растений.

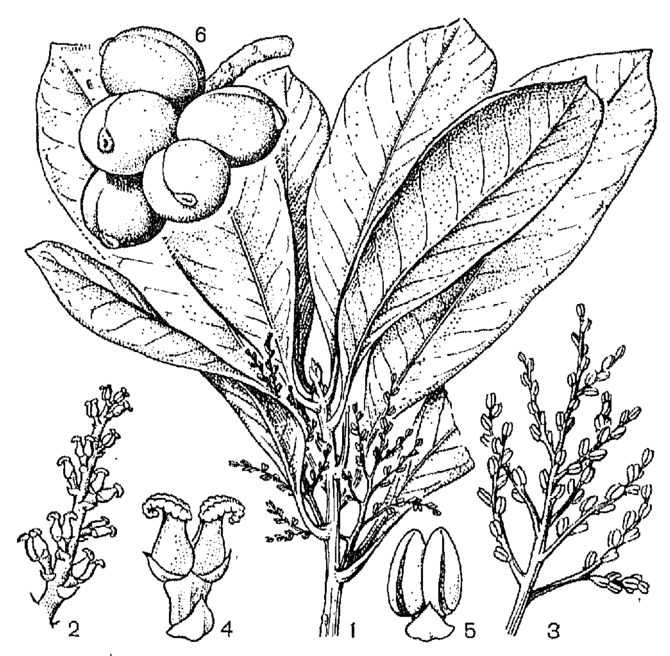


Рис. 114. Дидимелес мадагаскарский (Didymeles madagascariensis):

1 — ветвь с мужскими соцветиями; *2* — женское соцветие; *3* — мужское соцветие; *4* — пара женских цветков; *5* — мужской цветок; *6* — плоды-костянки.

ПОРЯДОК ГАМАМЕЛИСОВЫЕ (HAMAMELIDALES)

СЕМЕЙСТВО ГАМАМЕЛИСОВЫЕ (HAMAMELIDACEAE)

Наше знакомство с порядком гамамелисовых мы начнем с семейства гамамелисовых, занимающего в нем ключевое положение. Это древнее семейство, временем наибольшего расцвета которого был третичный период. Как показывают данные палеоботаники, в третичном периоде гамамелисовые были распространены гораздо шире и в растительном покрове играли значительно бóльшую роль, чем в настоящее время. Но все же до наших дней дошло около 28 родов, хотя число видов современных гамамелисовых едва ли превышает 100. Такая диспропорция между числом родов и видов свидетельствует о реликтовом характере семейства. Этот реликтовый характер семейства еще больше подчеркивается крайне неравномерным распределением видов между родами: приблизительно половина всех родов монотипна, т. е. представлена лишь одним видом. При этом некоторые роды или группы родов очень обособлены, и поэтому семейство подразделяется на шесть подсемейств. Шесть подсемейств для такого небольшого семейства это очень много.

О древности семейства и былом очень широком его географическом распространении говорит также сильно разорванный современный его ареал (карта 12). Наибольшее число родов и видов сосредоточено в Азии, особенно в Восточной и Юго-Восточной Азии. Пять родов встречается в Северной и Центральной Америке, 2 рода в Африке и на Мадагаскаре и 2 рода в Северо-Восточной Австралии. В Азии дальше всех на запад идет род *ликвидамбар* (Liquidambar), один из видов которого произрастает в юго-западной части Малой Азии и на прилегающих островах. В Европе, в северной части Азиатского континента, на полуострове Индостан, на острове Шри-Ланка, на островах Тихого океана, в Новой Зеландии и в Южной Америке гамамелисовые отсутствуют.

Гамамелисовые часто принимают заметное участие в лесной растительности, особенно во влажных горных лесах, встречаясь главным образом во втором ярусе или в подлеске. Однако некоторые из них входят в состав первого яруса и даже иногда являются доминантами, особенно ликвидамбар и *алтингия* (Altingia). Знаменитая *расамала*, или *алтингия высокая* (A. excelsa), заслужила славу «короля горных лесов» Суматры и Явы, в которых занимает господствующее положение.

По внешнему виду гамамелисовые очень разнообразны. Это деревья или чаще кустарники, высота которых колеблется от 1 м и меньше у североамериканской *фотергиллы Гардена* (Fothergilla gardenii) до 45—50 м и больше (около 60 м) у некоторых видов ликвидамбара и алтингии. Американский *ликвидамбар смолоносный* (Liquidambar styraciflua, табл. 35) достигает в высоту 45 м, а уже упомянутая нами расамала, так же как и описанная в 1965 г. вьетнамским ботаником Тхай Ван Трунгом *алтингия Тахтаджяна* (Altingia takhtajanii, Северо-Западный Вьетнам), еще выше — до 50 и даже до 60 м. Эти два вида алтингии являются подлинными исполинами тропического леса.

Листья гамамелисовых вечнозеленые или опадающие, большей частью очередные, редко супротивные, простые (цельные или лопастные), перистонервные или реже пальчатонервные, снабженные прилистниками, иногда довольно крупными.

Проводящая система стебля гамамелисовых устроена относительно примитивно. Членики сосудов длинные и узкие, с очень косыми конечными стенками, имеют лестничную перфорацию, причем число перекладин в перфорационной пластинке иногда довольно большое, например, у *остреарии* (Ostrearia), по данным Н. Т. Скворцовой (1975), от 50 до 100, а иногда достигает 130 и даже 160. Поровость боковых стенок сосудов также примитивная — от лестничной до супротивной, реже очередная. Достаточно примитивны также другие элементы древесины: лучи гетероцеллюлярные и иногда с длинными окончаниями, а волокнистые элементы с крупными, явственно окаймленными порами.

Цветки, средних размеров или мелкие (рис. 115), собраны в бокоцветные соцветия (кисти, колосья или головки, простые или сложные) либо, реже, например у *дистилиума* (Distylium) и *матудеи* (Matudaea), в верхоцветные метельчатые соцветия, но оба эти основных типа могут быть внешне сходными, особенно когда соцветие редуцировано до малоцветковой кистевидной структуры. По П. К. Эндрессу (1977), основным типом соцветия гамамелисовых является колос или система нескольких колосьев.

За редкими исключениями цветки гамамелисовых актиноморфные. Они обоеполые, полигамные или однополые. Околоцветник у них обычно 4—5-членный, большей частью двойной или реже цветки безлепестные. У родов дистилиум, *дистилиопсис* (Distyliopsis) и *чуния* (Chunia) цветки голые, т. е. лишены околоцветника. Члены околоцветника свободные либо более или менее сросшиеся в трубку, которая, в свою очередь, частично или полностью прирастает к завязи.

Тычинки с более или менее ясно выраженным надсвязником, что, как мы знаем из вводной главы настоящего тома, является признаком примитивности. У большинства родов в цветке 4 или 5 тычинок, но у некоторых родов число тычинок увеличено и у фотергиллы, например, достигает 32. Как показал швейцарский ботаник П. К. Эндресс (1976), многотычинковость (полиандрия) гамамелисовых — явление вторичное, оно произошло в результате увеличения числа тычинок у основного для семейства 4—5-тычиночного андроцея.

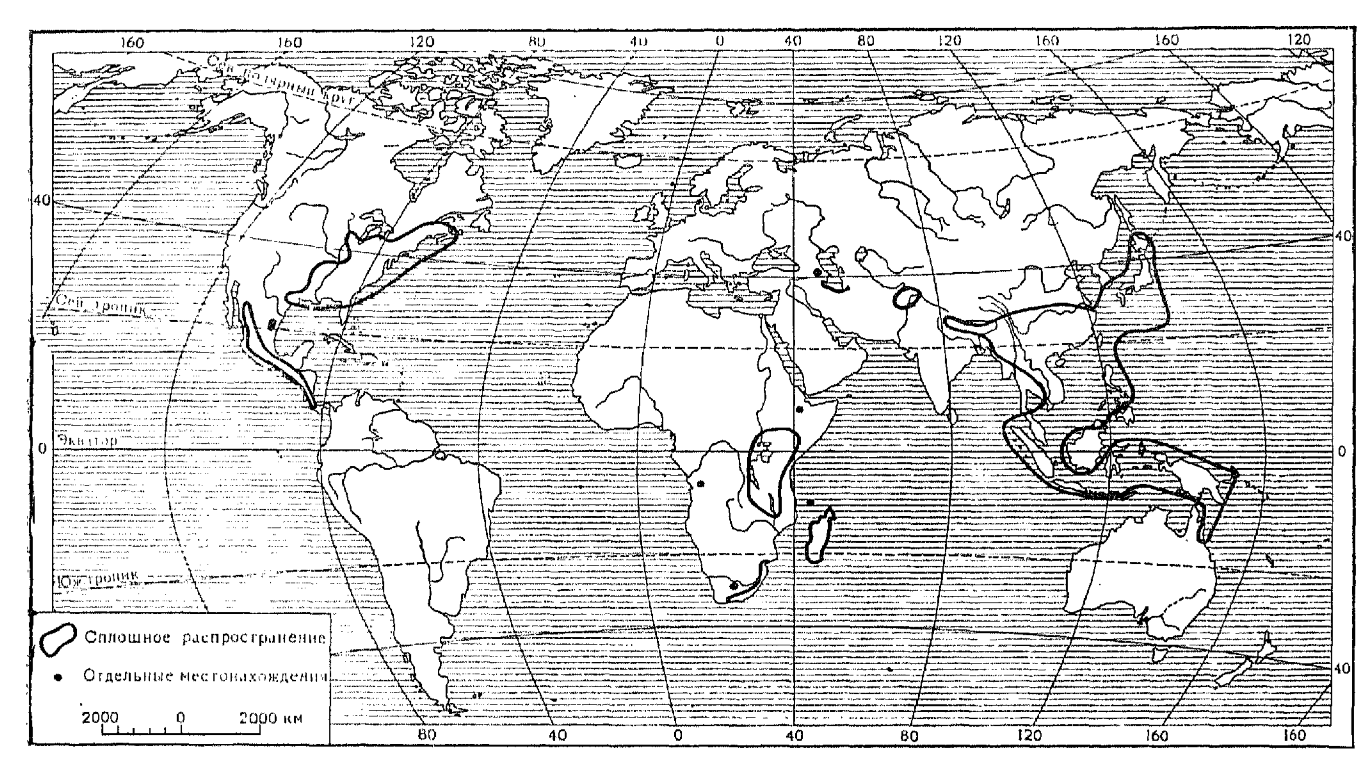
Пыльцевые зерна гамамелисовых довольно разнообразны. Чаще всего они трехбороздные (очень редко трехбороздно-поровые), руговые или многопоровые.

Число плодолистиков более постоянно, чем число тычинок, и обычно равно двум. Однако нередко можно найти цветки с тремя плодолистиками или, напротив, только с одним плодолистиком. У *эксбукландии* (Exbucklandia) индийские ботаники У. Каул и Р. Н. Капил (1974) находили от одного до пяти плодолистиков, но преобладает двуплодолистиковый гинецей. Увеличение числа плодолистиков носит скорее всего атавистический характер и свидетельствует о том, что гинецей у ближайших предков гамамелисовых был многоплодолистиковый. Гинецей синкарпный, реже паракарпный, со свободными шиловидными столбиками, с рыльцем, более или менее низбегающим вдоль их внутренней стороны (примитивный признак). Завязь полунижняя или почти нижняя, редко почти верхняя. В каждом гнезде завязи чаще по одному висячему семязачатку, реже семязачатков 6 или даже много.

Одни гамамелисовые опыляются насекомыми или иногда птицами, другие — ветром, а некоторые занимают в этом отношении промежуточное положение и опыляются при посредстве насекомых и ветра. У некоторых гамамелисовых имеются нектарники, иногда выделяющие обильный нектар. Они развиваются на разных частях цветка.

Плод гамамелисовых — коробочка, околоплодник которой отличается кожистым внешним и большей частью твердым роговым внутренним слоем (рис. 115). Семена с большим прямым зародышем и тонким мясистым эндоспермом, иногда крылатые.

Несмотря на относительно небольшое число видов, гамамелисовые отличаются большим разнообразием как в строении вегетативных органов, так и в морфологии цветка, соцветия, плода, семени и пыльцы. Различны также основные числа хромосом. Поэтому семейство гамамелисовых подразделяется на несколько



Карта 12. Ареал семейства гамамелисовых.

(обычно пять) подсемейств, которые нередко рассматриваются даже как самостоятельные семейства. Автором этих строк семейство гамамелисовых разделяется на шесть подсемейств: дисантовые (Disanthoideae), гамамелисовые (Hamamelidoideae), родолеевые (Rhodoleioideae), эксбукландиевые (Exbucklandioideae), чуниевые (Chunioideae) и ликвидамбаровые (Liquidambaroideae).

Единственным представителем подсемейства дисантовых является монотипный восточноазиатский род *дисантус* (Disanthus) с одним видом — *дисантусом багрянниколистным* (D. cercidifolius), произрастающим в лесах Центрального Китая и Японии. Это листопадный кустарник с цельными, цельнокрайними, у основания сердцевидными листьями, имеющими своеобразный тип жилкования (пальчатопетлевидный в базальной части и перистопетлевидный в верхней). Устьица парацитные. Обоеполые 5-членные цветки с хорошо развитым двойным околоцветником расположены попарно и «спиной к спине» на коротких боковых побегах. Характерны длинные, шиловидные, распростертые, пурпурно-красные лепестки, у основания которых выделяется нектар. Тычинки с широкими нитями (примитивный признак). Цветки с неприятным запахом, характерным для растений, опыляемых мухами. Завязь верхняя, в каждом гнезде завязи имеется до 6 семязачатков. Оба эти признака указывают на сравнительную примитивность дисантуса. Относительно примитивны также пыльцевые зерна: они трехбороздные, с сетчатой поверхностью и обнаруживают определенное сходство с пыльцой троходендрона и тетрацентрона. В 1977 г. швейцарским ботаникам П. Гольдблатту и П. К. Эндрессу удалось выяснить, что у дисантуса, в отличие от остальных гамамелисовых, гаплоидное число хромосом равно 8. Дисантус оказался единственным диплоидом в полиплоидном семействе гамамелисовых, что еще больше подчеркивает его относительную примитивность. В подклассе гамамелидид число хромосом, равное 8, встречается еще только у казуарины и некоторых представителей семейства березовых (граб, хмелеграб и остриопсис). Однако наряду с отдельными, бесспорно примитивными, признаками дисантус характеризуется достаточно большим числом признаков специализации. Поэтому его нельзя считать исходной, предковой формой в эволюции гамамелисовых. Это скорее слепая боковая ветвь, отходящая непосредственно от основания главного ствола родословного древа гамамелисовых.

В подсемейство гамамелисовых входит большинство родов и видов семейства, и оно имеет самое широкое распространение. Обоеполые и однополые цветки образуют довольно разнообразные соцветия. Одним из важных характерных признаков этого подсемейства явля-

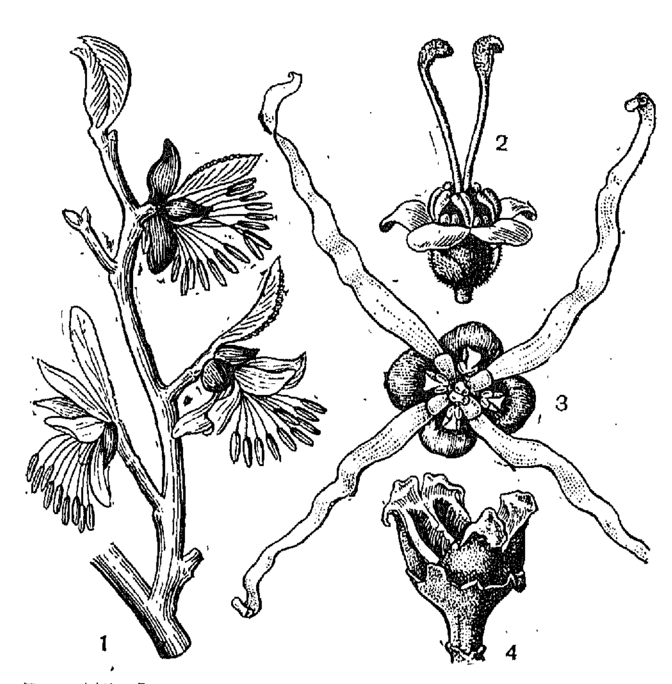


Рис. 115. Гамамелисовые.

Паррротия персидская (Parrotia persica): *1* — ветвь с цветками. Эвстигма продолговатолистная (Eustigma oblongifolium): *2* — цветок. Гамамелис вирджинский (Hamamelis virginiana): *3* — цветок: *4* — раскрывшийся плод.

ется редуцированное число семязачатков: в каждом гнезде завязи обычно только по одному семязачатку и лишь редко их число доходит до трех. В отличие от дисантовых гаплоидное число хромосом равно 12, иногда 24, а в некоторых случаях даже 36. Устьица разного типа — парацитные, энциклоцитные или аномоцитные (Н. Т. Скворцова, 1960, 1975).

Одним из наиболее известных представителей подсемейства, как и всего семейства гамамелисовых, является род *гамамелис* (Hamamelis). Это небольшой род, насчитывающий не более 6 видов. Интересно географическое распространение рода. Одни виды этого рода встречаются в Восточной Азии (в Центральном Китае и Японии), другие — в восточной части Северной Америки от Квебека до Джорджии (на западе — до Небраски). Это один из многих общих родов между Восточной Азией и восточными районами Северной Америки.

Гамамелисы— листопадные кустарники или небольшие деревца, цветущие зимой или ранней весной, реже поздней осенью (*гамамелис вирджинский* — H. virginiana, рис. 115). Листья гамамелисов цельные, городчато-зубчатые, с более или менее косым, асимметричным основанием и перистым жилкованием. Цветки в пазушных малоцветковых пучках, обоеполые или полигамные, четырехчленные (рис. 115), с линейными лепестками желтого, оранжевого или красноватого цвета. Цветки опыляются мухами, которых привлекает их специфический запах. Мухи извлекают нектар из четырех чешуевидных стаминодиев, чередующихся с тычинками. Опыление мухами связано, как и у дисантуса, с цветением в холодный сезон года, когда эти насекомые являются наиболее эффективными опылителями.

Другой не менее интересный представитель подсемейства — род *корилопсис* (Corylopsis). По современным данным он насчитывает всего 7 видов (считалось, что их больше). Виды корилопсиса распространены от Восточных Гималаев до Манипура (Индия), в континентальном Китае, на острове Тайвань, в Южной Корее и Японии.

Корилопсисы — кустарники или редко небольшие деревца с опадающими, цельными, зубчатыми, перистонервными листьями. Цветение происходит весной, еще до распускания листьев. Цветки обычно в висячих сережковидных кистях (рис. 116), обоеполые, пятичленные, с желтыми ноготковыми лепестками и хорошо развитыми нектарниками. Запах у них не сильный, но очень приятный. Опыляются различными насекомыми, чаще всего пчелами. В эволюционном отношении род корилопсис представляет определенный интерес. Хотя он и обладает рядом относительно примитивных признаков, включая хорошо развитый венчик, в то же время некоторыми особенностями, в том числе висячими сережковидными соцветиями, напоминает отдельных представителей более подвинутого семейства березовых: само название «корилопсис» указывает на сходство с лещиной (Corylus).

В подсемействе гамамелисовых имеются также другие энтомофильные роды, в том числе мадагаскарско-коморский род *дикорифе* (Dicoryphe, около 15 видов), монотипный квинслендский род остреария, монотипный китайский род *лоропеталум* (Loropetalum), монотипный западногималайский род *парротиопсис* (Parrotiopsis, рис. 116) и др.

Парротиопсис Жакмона (P. jacquemontiana) произрастает в долине Дарим в Нуристане (Северо-Восточный Афганистан), в Северном Пакистане и в Кашмире (Северо-Западная Индия). Он представляет собой небольшое листопадное деревце, высотой до 7 м. Его цельные перистонервные листья напоминают листья некоторых видов ольхи (рис. 116), особенно ольхи железистой. Обоеполые и безлепестные цветки парротиопсиса собраны в желтые многоцветковые головчатые соцветия, окруженные крупными белыми прицветниками. В каждом цветке около 15 тычинок. Такое соцветие имитирует цветок, а крупные прицветники выполняют роль лепестков. Опыление производится насекомыми.

Близко к парротиопсису стоит род фотергилла, состоящий всего из 2 видов, распространенных в юго-восточных районах Северной Америки. Это листопадные кустарники с цельными, перистонервными листьями, распускающимися после цветения. Обоеполые, безлепестные, белые, душистые цветки фотергиллы собраны в верхушечные головчатые или колосовидные соцветия, которые, в отличие от парротиопсиса, не бывают окружены прицветниками (они рано опадают). В каждом цветке около 24 тычинок с белыми, кверху утолщенными нитями и желтыми пыльниками. Цветки фотергиллы лишены нектара, и опылители (пчелы и шмели) питаются обильной пыльцой, производимой многочисленными тычинками.

От энтомофильных представителей подсемейства имеются переходы к анемофильным родам. Хорошим примером такой промежуточной формы является родственный парротиопсису и фотергилле монотипный род *парротия* (Parrotia). *Парротия персидская* (P. persica, рис. 115) распространена главным образом на юго-западном и южном побережье Каспийского моря. На востоке она доходит до окрестностей Гюлистана в провинции Горган. Долгое время парротия считалась эндемичным родом Гирканской флористической провинции, но недавно азербайджанский ботаник И. С. Сафаров обнаружил небольшое насаждение парротии (площадью 1 га) в восточной части Алазанской долины, в 15—20 км юго-западнее города Кутканен (Азербайджан). Парротия является одной из лесообразующих пород гирканского леса. Она растет на желтоземах от приморской низменности до высоты 500—600 м, а отдельными группами поднимается по ущельям до высоты 700—800 м, выше встречаются только отдельные деревья, растущие изредка на высоте 1200 и даже 1400 м. Парротия образует или чистые насаждения, или смешанные леса с дубом каштанолистным, грабом, дзельквой и другими породами.

Парротия персидская — листопадное дерево, достигающее иногда 25 м и более при диаметре ствола до 90 см. Она отличается очень красивой и исключительно твердой древесиной, из-за чего ее часто называют железным деревом. Листья довольно сходны с листьями гамамелиса и также характеризуются асимметричным основанием. Устьица парацитные и аномоцитные. Очень своеобразна форма роста парротии: она обычно образует несколько ветвящихся стволов, которые при соприкосновении срастаются между собой, а иногда также со стволами соседних деревьев. В результате образуются своеобразные и почти непроходимые заросли часто очень причудливой структуры. Как писали в 1936 г. Н. Б. Генкин и

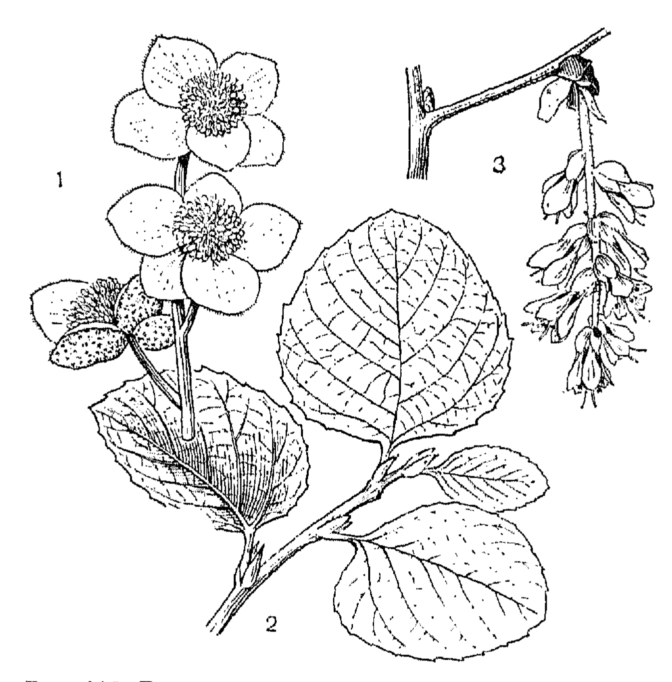


Рис. 116. Гамамелисовые.

Парротиопсис Жакмона (Parrotiopsis jacquemontiana): *1* — ветвь с соцветиями; *2* — облиственная ветвь. Корилопсис Вича (Corylopsis veitchiana): *3* — соцветие.

А. А. Яценко-Хмелевский, такого типа форма роста особенно характерна для древостоев, расположенных на низких высотах, где чрезвычайно обильны лианы, которые способствуют скреплению ветвей друг с другом. На высоте 300 м над уровнем моря и выше деревья, как правило, имеют обычный рост, стройный ствол и хорошо развитую крону.

Цветение парротии, происходящее перед распусканием листьев, начинается в январе и заканчивается в апреле. Цветки собраны в небольшие густые пазушные головки или пучки, обернутые несколькими крупными перепончатыми темно-коричневыми прицветниками (рис. 115). Они полигамные (обоеполые и мужские), с 5—7 довольно крупными кожистыми чашелистиками и 5—7 супротивными им тычинками. Тычинки с длинными нитями и пыльниками, ярко окрашенными в красные и фиолетовые тона. Как и некоторые другие представители подсемейства, например род *сикопсис* (Sycopsis, около 7 видов, растущих от Гималаев и Китая до Новой Гвинеи), парротия находится еще на полпути от энтомофилии к анемофилии и к разделению полов. По мнению П. К. Эндресса (1977), у парротии и сикопсиса, а также у азиатского рода дистилиум и монотипного мексиканского рода матудеа цветки опыляются как ветром, так и насекомыми. По данным И. С. Сафарова (1962), опыление парротии происходит главным образом при помощи ветра. Интересно также распростра-

нение семян у парротии. По наблюдениям И. С. Сафарова, при раскрывании коробочек, особенно в сухую погоду, семена выбрасываются на значительное расстояние и около 10% всего урожая рассеивается на расстояние до 10 м от окружности кроны данного дерева, а 75% семян выбрасывается еще дальше.

В подсемейство родолеевых входит один олиготипный (а по мнению некоторых ботаников, монотипный) род *родолея* (Rhodoleia, табл. 36), распространенный высоко в горах от Верхней Бирмы и Южного Китая до Малаккского полуострова и Суматры. Родолея — вечнозеленое дерево высотой до 25 м. Внешне она похожа скорее на некоторые виды рододендрона, чем на остальных представителей гамамелисовых. Листья кожистые цельные, цельнокрайние, с перистопетлевидным жилкованием. Устьица энциклоцитные (Н. Т. Скворцова, 1960, 1975). Долгое время считалось, что, в отличие от всех остальных гамамелисовых, листья родолеи лишены прилистников. Но в 1978 г. появилась статья П. К. Эндресса, в которой он показал, что у родолеи имеются довольно крупные и хорошо развитые прилистники. Однако они развиваются только у немногих листьев родолеи, занимающих промежуточное положение между почечными чешуями и остальными листьями побега. Вскоре после раскрывания почек эти переходные листья, так же как и почечные чешуи, опадают, поэтому наличие прилистников у родолеи долгое время оставалось незамеченным. Листья родолеи заметно скучены по направлению к верхушкам побегов, что напоминает расположение листьев у рода дафнифиллум. Несколько сходно у них также жилкование листьев.

Очень своеобразно строение соцветия родолеи. Обоеполые цветки с 5 очень мелкими сросшимися чашелистиками и 7—11 (чаще всего 10) длинными тычинками собраны по 5—10 в пазушные, висячие или загнутые, густые головчатые соцветия, окруженные черепитчато расположенными прицветниками. Лепестки красные, от лопатчатых до обратнояйцевидных, ноготковые (табл. 36). Они полностью формируются (в числе 4) только у цветков, расположенных на периферии соцветия, внутренние цветки соцветия безлепестные или с рудиментарными лепестками. Благодаря этому соцветия родолеи, подобно соцветиям сложноцветных (например, василька) внешне очень похожи на отдельные цветки. Это один из наиболее интересных случаев биологической конвергенции. Родолею можно рассматривать в этом смысле как «сложноцветное» среди гамамелисовых.

Очень интересны пыльцевые зерна родолеи. Как показали исследования китайского ботаника Чжан Цзиньтаня (1964), пыльца родолеи отличается от пыльцы всех остальных представителей семейства тем, что в центре каждой из трех борозд имеется слабо заметная ора. Это значит, что пыльцевые зерна родолеи находятся как бы на полпути от трехбороздных к трехбороздно-оровым, что вместе со строением соцветия указывает на значительную подвинутость данного вида.

Завязь родолеи полунижняя, обычно двугнездная, реже неполностью двугнездная или даже одногнездная, с многочисленными семязачатками в каждом гнезде. Большим числом семязачатков подсемейство родолеевых резко отличается от подсемейства гамамелисовых. Однако оно сходно с этим подсемейством по гаплоидному числу хромосом, равному 12.

Одной из наиболее интересных особенностей родолеи является биология ее опыления. Как показали специальные наблюдения, ярко окрашенные красные соцветия родолеи привлекают птиц, главным образом нектарниц и белоглазок, которые находят в них нектар, обильно выделяемый маленькими нектарными железками, расположенными вокруг оснований тычиночных нитей. Наблюдалось также посещение соцветий шмелями.

В подсемейство эксбукландиевых входит один род эксбукландия, который, по мнению одних ботаников, монотипный, а по мнению других, состоит из 2 близких видов. Первая точка зрения в настоящее время представляется более правильной. Ареал *эксбукландии тополевой* (Exbucklandia populnea) простирается от Восточных Гималаев и гор Кхаси в Северо-Восточной Индии до Южного Китая, Вьетнама, Малаккского полуострова, Явы, и Суматры. Вечнозеленое дерево высотой от 15 до 33 м. Листья крупные, широкояйцевидные, цельные или на молодых побегах 3—5-лопастные, с пальчатым жилкованием, снабжены двумя большими, кожистыми, опадающими прилистниками. Молодые прилистники прикрывают с двух сторон и тем самым защищают пазушную почку (очень интересное сходство с аналогичным приспособлением у тюльпанного дерева из семейства магнолиевых). По данным Н. Т. Скворцовой (1960, 1975), устьица обычно энциклоцитные, реже парацитные. Полигамно-однодомные цветки эксбукландии собраны по 7—20 в обоеполые или женские головчатые соцветия. Лепестков в обоеполых цветках 2—7, линейных или линейно-лопатчатых. В женских цветках 4 рудиментарных лепестка или они отсутствуют. Тычинок 10—15 (в женских цветках тычинки отсутствуют). Завязь полунижняя, с 6 (редко до 8) семязачатками в каждом гнезде. Семена плоские крылатые. У эксбукландии в гаплоидном

наборе 32 хромосомы, т. е. в 4 раза больше, чем у дисантуса. Следовательно, основное хромосомное число у них одинаковое.

Опыление эксбукландии производится насекомыми, хотя не исключено и участие ветра.

Подсемейство чуниевых состоит из одного чрезвычайно своеобразного рода чуния, эндемичного для острова Хайнань. Это вечнозеленое дерево высотой до 20 м, с кожистыми, цельными или более или менее трехлопастными, пальчатонервными листьями. Листья снабжены двумя крупными опадающими прилистниками, защищающими, как и у эксбукландии, молодую почку. По внешнему виду чуния очень похожа на эксбукландию, но отличается от нее по целому ряду признаков, особенно по строению соцветий и цветков. Молодое, нераскрывшееся соцветие заключено в покрывало из 2 листиков, впоследствии опадающих. Соцветие обычно состоит из нескольких колосьев, редко только из одного. Колосья развиваются в определенной последовательности. При цветении ножка самого нижнего колоса быстро удлиняется. Цветки расположены тесно в спиральном порядке и погружены в относительно короткую, верхнюю, расширенную и мясистую часть колоса, которая скорее напоминает початок, чем типичный колос. На верхушке колос заканчивается одиночным терминальным цветком, который развивается позднее боковых. Каждый цветок состоит из 8 тычинок, расположенных по краю подушечковидного ободка. Завязь нижняя, с почти сидячими рыльцами и 6 семязачатками в каждом гнезде. Рыльца, как и тычинки, опадающие.

Пыльцевые зерна чунии очень своеобразны — они большей частью трехбороздные, но иногда с 6 укороченными бороздками (ругами), а изредка даже многопоровые. В последнем случае поры продолговатые, по Чжан Цзиньтаню, несколько напоминающие поры пыльцевых зерен ликвидамбара восточного. Таким образом, у одного и того же вида — *чунии букландиевидной* (Chunia bucklandioides) — мы встречаем несколько типов пыльцевых зерен, характерных для разных групп гамамелисовых.

В подсемействе ликвидамбаровых 2 близких рода — ликвидамбар и алтингия. Первый род включает 5 видов, распространенных на юго-западе Малой Азии, на островах Кипр и Родос (*ликвидамбар восточный* — Liquidambar orientalis), в континентальном Китае, Вьетнаме, на острове Тайвань, в приатлантических районах Северной Америки, в Северо-Восточной Мексике и в Центральной Америке от Южной Мексики до Коста-Рики. Род алтингия несколько больше (около 8 видов) и распространен от Бутана и Ассама через юг Китая и Вьетнам до Малаккского полуострова, Явы и Суматры.

Ликвидамбаровые — деревья, иногда очень высокие (некоторые виды алтингии), вечнозеленые (алтингия) или листопадные (ликвидамбар), с цельными перистонервными или 3—7-лопастными и пальчатонервными листьями. В отличие от остальных гамамелисовых ликвидамбаровые характеризуются наличием смоляных каналов в сердцевине стебля, откуда они проходят также в корни и в жилки листьев. Цветки у обоих родов однополые и однодомные и собраны в однополые густые шаровидные головки. Мужские цветки лишены околоцветника, а у женских цветков он представлен очень маленькими лопастями или чешуйками. Пыльцевые зерна многопоровые, с 12—20 порами. Завязь полунижняя или нижняя, с многочисленными семязачатками в каждом гнезде. В гаплоидном наборе 16 хромосом, т. е. основное число (8) здесь такое же, как у эксбукландии и дисантуса (число хромосом чунии, к сожалению, неизвестно).

Гамамелисовые играют немаловажную роль в жизни человека. Многие из них представляют высокую эстетическую ценность и давно вошли в золотой фонд декоративного садоводства. Наиболее известны дисантус, гамамелис, корилопсис, монотипный китайский род *форчунеария* (Fortunearia), парротия, парротиопсис, фотергилла, сикопсис, дистилиум и ликвидамбар. Листопадные гамамелисовые особенно красивы осенью, когда их листва ярко окрашивается в разные цвета. Очень популярен относительно морозостойкий гамамелис вирджинский, цветущий после листопада. Из крупных деревьев очень декоративен американский ликвидамбар смолоносный — красивое пирамидальное дерево очень симметричной формы, с блестящими листьями, похожими на листья клена, которые осенью приобретают яркую розовую окраску. В тропиках иногда возделывают родолеи как красивые парковые растения и для посадок вдоль дорог.

Эксбукландия и виды алтингии, а также парротия и некоторые другие гамамелисовые доставляют ценную древесину. Твердую и тяжелую древесину ликвидамбара смолоносного используют для самых разных целей, особенно для производства мебели и внутренней отделки домов. Из древесины *ликвидамбара формозского* (L. formosana) изготовляют специальные ящики для хранения высших сортов чая, а в Южном Китае листья этого вида используют как пищу для шелковичных червей. Очень ценную древесину дают виды алтингии. В Индии алтингию, а иногда также дистилиум и эксбукландию разводят для облесения.

Некоторые гамамелисовые имеют медицинское значение. Наиболее известен особый тип бальзама, называемый стираксом, выделяемый лик-

Рис. 117. Платаны.

Платан восточный (Platanus orientalis): *1* — ветвь с соплодиями; *2* — коническое основание черешка листа, защищающего почку; *3* — плодик. Платан западный (P. occidentalis): *4* — женский цветок; *5* — мужской цветок.

видамбаром (особенно обильно ликвидамбаром восточным) при поражении его коры. Этот бальзам представляет собой густую непрозрачную жидкость с приятным запахом (особенно после некоторой выдержки), содержащую смоляные спирты, эфиры, коричную кислоту и стирол. Он применяется как антисептик для ингаляций и для лечения некоторых заболеваний кожи, а также в парфюмерии и в мыловарении. Кроме того, еще ацтеки использовали бальзам для ароматизации табака, что на юге США и в Мексике продолжают делать и в наши дни. Бальзам добывают также из алтингии высокой на Яве. Для медицинских целей применяют также листья и кору гамамелиса вирджинского.

На западе Явы местное население использует молодые побеги алтингии в качестве овощей.

СЕМЕЙСТВО ПЛАТАНОВЫЕ (PLATANACEAE)

Величествен облик платанов, украшающих парки и улицы южных поселений и городов. У источников и колодцев, вдоль дорог, у храмов и жилищ растут они с древних времен как живые памятники человеческой истории, оставшиеся на века. В жаркий летний день их огромные кроны дают желанную тень и прохладу. Зимой эти статные великаны выделяются среди других деревьев мраморной пятнистой корой и коричневыми головчатыми соплодиями, свисающими с ветвей на длинных ножках.

Культура платанов насчитывает несколько тысячелетий. Древние греки и персы любовно растили платаны, считая их прекраснейшими деревьями Востока. Римляне насаждали их повсюду в своей огромной империи. От Западного Средиземноморья до Северо-Западных Гималаев вошли в культуру эти замечательные растения, став неотъемлемой чертой местных ландшафтов, временами дичая и образуя рощи в местах, которые человек давно покинул, и озадачивая ботаническую науку, возраст которой намного меньше возраста некоторых из этих великанов. Остатки ли это древней культуры или реликтовые убежища когда-то более широко распространенных видов? Позиции ботаников не сходятся в этом вопросе. Большинство ученых считают сейчас областью естественного распространения платанов Балканский полуостров, остров Крит, острова Эгейского моря и некоторые районы Западной Азии, где растет *платан восточный* (Platanus orientalis, рис. 117), Индокитай, являющийся убежищем для удивительного цельнолистного *платана Керра* (P. kerrii, рис. 118, 119, табл. 35), и Северную Америку от Мексики до Канады, где встречается около 8 видов платана (карта 13). Некоторые ботаники Советского Союза склонны рассматривать также в качестве диких местообитания платана на юге Азербайджана, в Армении и в ущельях южного склона Гиссарского хребта в Средней Азии.

В историческом прошлом платаны были распространены гораздо шире. В меловом и третичном периодах они играли важную роль в лесах северного полушария, свидетельством чего являются многочисленные находки отпечатков их листьев в верхнемеловых и третичных отложениях арктической Аляски, Гренландии, Шпицбергена, Средней Европы, европейской части СССР, Кавказа, Сибири, Казахстана, Дальнего Востока и континентальных областей Северной Америки.

Род платан, включающий около 10 видов, ныне является единственным родом семейства платановых. Платаны — светолюбивые листопадные деревья с густой широкой кроной, несущей длинночерешковые, обычно широкие и в той или иной мере лопастные листья с ложнопальчатым жилкованием. Кора платанов в верхней части стволов и на ветвях отслаивается и опадает крупными пластинами, обнажая более светлоокрашенные участки внутренней коры, что придает стволам пятнисто-мраморный вид. Верхушки молодых побегов ежегодно в середине лета отмирают и засыхают, оставляя темный рубец над верхней пазушной почкой,

Рис. 118. Платан Керра (Platanus kerrii) в Социалистической Республике Вьетнам.

которая на следующий сезон продолжит ветку. Почки у платана защищены в течение лета весьма своеобразным способом: расширенное основание черешка листа надето на них в виде колпачка (рис. 117). После опадения листьев защиту почек осуществляют почечные чешуи, из которых наружные также имеют форму колпачка и расщепляются продольно и опадают при росте почки. Молодые побеги и листья платанов густо покрыты войлочным опушением, состоящим из мутовчато ветвящихся членистых волосков, заканчивающихся острием. Весной эти волоски легко отрываются ветром и в местах большого скопления деревьев плавают в воздухе в виде хлопьев. Считают, что они могут вызывать раздражение слизистой оболочки глаз, носа и дыхательных путей, поэтому иногда находятся противники обильной культуры платана в городах. Интересно, что у платанов, растущих в более засушливых условиях запада Северной Америки и Мексики (*платан мексиканский* — Platanus mexicana, *платан кистистый* — P. racemosa, *платан Линдена* — P. lindeniana, *платан Райта* — P. wrightii), войлочное опушение сохраняется и у взрослых листьев.

Характерной чертой платанов являются прилистники, сросшиеся у основания и охватывающие побег в виде воротничка выше места прикрепления листа. Прилистники тонкие,

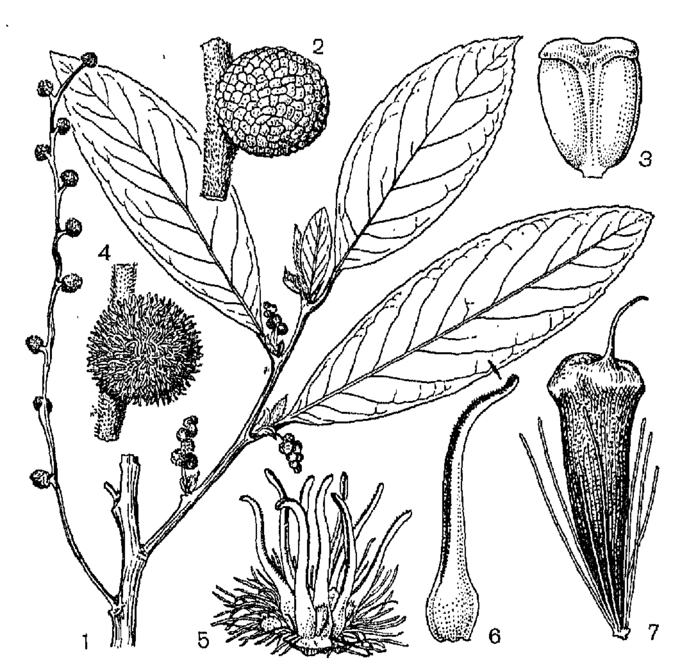
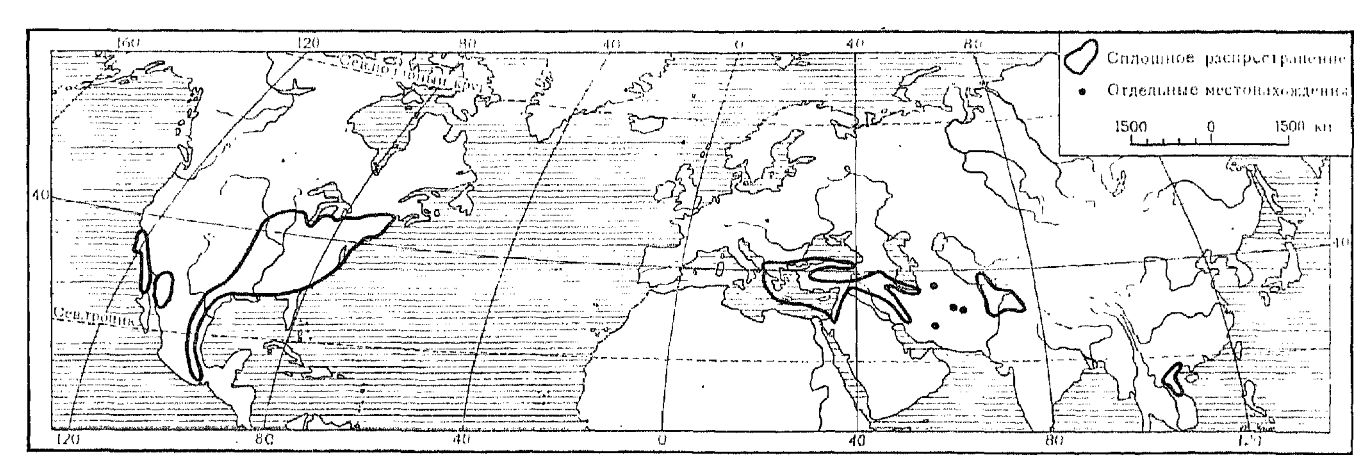


Рис. 119. Платан Керра (Platanus kerrii):
1 — ветвь с молодыми мужскими соцветиями и остатками соплодий прошлого года; *2* — мужское соцветие; *3* — тычинка; *4* — женское соцветие; *5* — часть женского соцветия (видны стаминодии); *6* — плодолистик; *7* — плодик.

пленчатые и быстро опадающие на плодущих побегах и широкие, похожие на листья на стерильных ветвях. При опадении прилистники оставляют узкие кольцевидные рубцы на ветке.

Одновременно с распусканием листьев или немного позже появляются цветки, собранные в однополые, пестичные и тычиночные головки, расположенные на одном дереве четковидно, или кистевидно по 2—7, или одиночно на длинных пониклых цветоносах ближе к концам ветвей. При распускании мужские головки желтоватые, женские — красные. Строение цветков платана получило неодинаковое толкование у разных ботаников. Трудноразличимые, непостоянные по числу и обычно лишенные проводящих пучков, элементы околоцветника иногда принимаются за стерильные чешуйки брактеального происхождения, а цветок считается голым. Другие исследователи склонны думать, что цветок платана снабжен чашечкой из 3—4 (5) свободных или сросшихся чашелистиков и 3—5-лепестным венчиком (венчик у женских цветков часто отсутствует). Мужские цветки несут по 3—4, иногда до 7 почти сидячих тычинок очень своеобразного строения: двугнездные пыльники каждой тычинки соединены щитковидно расширенным связником. Щитки связников все вместе образуют своеобразную крышу, защищающую молодые головки соцветий. Женские цветки содержат по 5—9 свободных плодолистиков с яйцевидно расширенной завязью, несущей 1—2 латерально прикрепленных прямых семязачатков, и с линейным столбиком, имеющим низбегающую вдоль вентрального шва большую рыльцевую поверхность. В тех и других цветках характерно наличие рудиментов противоположного пола.

Шаровидные соцветия раскачиваются на ветру, распространяя пыльцу, которая воспринимается крупными рыльцами расположенных рядом цветков женских соцветий. После оплодотворения образуются многочисленные плодики-орешки (рис. 117) с сохраняющимся на их верхушке столбиком и окруженные пучком волосков у основания. Ножки, на которых сидят шарики-соплодия, после наступления заморозков часто мацерируются на отдельные волокна и в течение зимы соплодия сохраняются на дереве, прикрепленные таким необычным способом. Весной следующего года они рассыпаются на отдельные плодики, которые, снабженные парашютами из волосков, уносятся ветром. Существуют наблюдения, согласно которым прорастанию семян платана в природе способствует их предварительное пребывание в воде. Правильный пучок длинных прямых волосков и рыхлая структура



Карта 13. Ареал рода платан.

верхушки плода удерживают его в вертикальном положении близ поверхности воды. После спада воды задержавшиеся в расщелинах и на возвышениях или прибитые к берегу семена прорастают в массовом количестве, но позднее, если выпадут обильные осадки, большинство проростков вымывается и уносится потоками воды.

Платаны обитают на богатых аллювиальных почвах по берегам рек и озер, по днищам ущелий, отмечая своими вынесенными высоко вверх кронами ход горных потоков, в приречных низинах, сложенных аллювиальными наносами. В горных лесах они обычно поднимаются не выше 1200—1300 м над уровнем моря, но иногда достигают и более значительных (2500—2600 м в Иране и Кашмире) высот.

Виды платана различаются главным образом степенью рассеченности и опушенности листьев, числом головок в соцветии, формой и строением плодиков. *Платан западный*, или *американский сикомор* (Platanus occidentalis, рис. 117), имеет 3—5-лопастные, почти голые листья и одноголовчатые соцветия. Это величественное дерево, украшающее леса восточных районов США, на глубоких аллювиальных почвах бассейна Миссисипи достигает в высоту 50 м при диаметре кроны около 30 м и является одним из высочайших листопадных деревьев Северной Америки. Не уступает американскому платану по красоте и великолепию воспетый поэтами платан восточный, или чинара (чинар), с 5—7-лопастными листьями и 3—6-головчатыми соцветиями.

Различия видов платанов между собой не очень велики. Только один из них, растущий в Индокитае (Вьетнам, Лаос) платан Керра, не имеет себе близких среди современных платанов. Листья этого платана цельные, удлиненные, эллиптические, кожистые, с перистым жилкованием, совсем непохожие на листья других видов платана (рис. 118, 119). Интересно, что платаны с такими листьями существовали в третичном периоде. Анатомическое строение вегетативных органов, строение цветка и соцветия и морфология трехбороздных пыльцевых зерен платана Керра также подтверждают его принадлежность к роду платан. Листья его имеют обычные для платанов мутовчато ветвящиеся волоски. Членики сосудов, как и у других видов платана, бывают как с лестничной, так и с простой перфорацией, но в процентном отношении количество члеников с лестничной перфорацией у платана Керра выше, чем у других видов. Членики сосудов имеют и бо́льшую, чем у других платанов, длину. Эти признаки рассматриваются как примитивные, что совпадает с примитивностью и внешнеморфологических черт этого платана (нелопастные листья и многоголовчатые, содержащие до 12 головок, соцветия). Платан Керра является, возможно, самым древним из существующих видов платанов.

Почти все виды платана культивируют. В культуре они быстро растут, легко размножаются черенками, отводками, пневой порослью и даже просто колышками. Они устойчивы против многих вредителей и болезней, но сильно страдают от заболевания, вызываемого грибками Gloeosporium nervisequum и G. platani, поражающими иногда насаждения платанов. Особенно страдает от этой болезни платан западный. По описанию Ч. С. Сарджента, грибки нелегко распознаются, проявляясь в виде черных пятен и линий, которые лежат близко к жилкам листа. После того как листья распустятся, болезнь вызывает их пожелтение и опадение, молодые деревья при этом могут погибнуть. Мицелий грибков располагается глубоко в жилках и черешках, поэтому бороться с болезнью трудно. Платан западный, страдающий, кроме того, и от весенних замо-

розков, поэтому реже других платанов выращивается в культуре. Наиболее обычным и часто культивируемым в настоящее время видом стал *платан гибридный*, или *кленолистный* (P. x hybrida), называемый также *лондонским платаном*. Полагают, что этот платан, не известный нигде в диком состоянии и являющийся, по-видимому, гибридом западного и восточного платанов, возник впервые в XVII в. в Англии, где уже в то время встречались в культуре оба родительских вида. О нем впервые упоминается в английской ботанической литературе в 1700 г. В Англии же существуют и наиболее старые экземпляры этого платана (в населенных пунктах Или и Барнс). Являясь наиболее выносливым в условиях городской культуры видом, платан кленолистный вытеснил другие виды платана. Северная граница его культуры проходит от юга Англии до Гданьска, на северо-восток до Минска и Ростова-на-Дону. Из сеянцев этого и других видов платана были получены многочисленные, закрепленные отбором формы (пирамидальные, мелколистные, с клиновидными листьями и т. д.), также широко выращиваемые в культуре.

Платаны — замечательные долгожители. Они могут доживать до 2000 лет и более, в старости часто становясь дуплистыми и разделяясь на несколько стволов. Наиболее старые их экземпляры считаются достопримечательностью целых стран. Известны очень старые платаны в Далмации, на островах Эгейского моря (остров Кос), в Турции (близ Стамбула), имеющие стволы до 18 м в окружности. Платаны, возраст которых от 500 до 1000 лет, имеются и в нашей стране. Жители Средней Азии хорошо знают знаменитый платан «Семь братьев» в Фирюзинском ущелье Копетдага, разделенный на 7 стволов, поддерживающих мощную крону диаметром около 40 м. Огромные экземпляры платана встречаются в низменных и предгорных районах Азербайджана. Так, возле Агдаша растет четырехствольный платан возрастом около 500 лет, высотой свыше 30 м и кроной диаметром 30 м. В огромном дупле нижней, неразделенной части его ствола когда-то помещалась чайная с двумя столами, за которыми одновременно могли сидеть 8—10 человек. В Средней Азии в дупле огромного платана, растущего севернее Ширабада, прежде размещалась мусульманская школа — медресе.

Древесина платанов относится к числу наиболее декоративных. Ее золотисто-коричневатый или розового оттенка цвет высоко ценится при внутренней отделке домов, в Америке ее широко используют в автомобильной промышленности, при производстве упаковочных ящиков для сигар, в фермерском хозяйстве. Древесину восточного платана также иногда используют в производстве мебели, при отделке зданий и изготовлении мелких предметов домашнего обихода (ложек, мисок и пр.). В России она высоко ценилась у вятских кустарей. Считают, что платановая фанера по своей декоративности не уступает даже знаменитому ореху. Платан является поэтому ценнейшей породой для лесоразведения.

В немногочисленных природных местообитаниях восточного платана в Азербайджане и Средней Азии в настоящее время часто располагаются зоны отдыха, и возобновление вида в них нарушено. Платаны — наше общее достояние — требуют специальных мер охраны. Платан восточный включен в «Красную книгу».

СЕМЕЙСТВО МИРОТАМНОВЫЕ (MYROTHAMNACEAE)

На скалистых местообитаниях холмистых и горных районов Южной и экваториальной Африки и Мадагаскара в засушливый зимний период можно встретить невысокие, серые, с прижатыми листьями и ветвями кустарники, которые, по образному выражению Р. Марлота, автора «Флоры Южной Африки», выглядят подобно старым метлам, воткнутым рукой человека там и здесь по склонам холмов. Такой безжизненный облик они сохраняют и весной, контрастируя с другими кустарниками и травами, которые уже начинают зеленеть и цвести. Но стоит выпасть обильным летним дождям, как эти растения изменяются на глазах, ветви их расправляются, листья становятся зелеными и яркие сережковидные соцветия развиваются на них за 1—2 недели.

Род *миротамнус* (Myrothamnus), к которому относятся эти кустарники, принадлежит к числу пойкилоксерофитных, так называемых «оживающих» растений — явление, часто встречающееся у низших растений и довольно редко наблюдаемое у цветковых. Миротамнус, в отличие от многих других тропических растений, на сухой сезон не сбрасывает листья. Листья миротамнуса складываются продольно по жилкам, налегают друг на друга, плотно прижимаются к веточкам, становятся бурыми и в таком виде переносят сухой сезон, защищая почки. Помещенные в воду срезанные ветки покоящегося миротамнуса способны ожить и зазеленеть в течение нескольких часов. Удавалось оживить, поставив в воду ветки, пролежавшие в гербарии в течение 9 месяцев и даже полутора лет: они разворачивали листья, становились зелеными и издавали смолистый запах. Природа этого явления недостаточно изучена. Предполагают, что в его основе лежат биохимические свойства цитоплазмы и особенности физиологии этих растений.

Род миротамнус, составляющий семейство миротамновых, включает 2 вида, один из которых, *миротамнус веерolistный* (M. flabellifolia, рис. 120), растет в Южной и экваториальной Африке, а второй, *миротамнус мускусный* (M. moschata), является характерным представителем скальной ксерофильной флоры Мадагаскара. Условия произрастания миротамнусов крайне суровы. Вода, обильно стекающая по скалам во время дождей, вскоре быстро испаряется на палящем солнце, задерживаясь только в расщелинах и углублениях, и растения с неглубоко расположенной корневой системой существуют в течение 4—8 месяцев в условиях острого дефицита влаги. На открытых выходах гранитов они часто являются единственными представителями флоры и только позднее, под их укрытием, развиваются другие виды растений.

Миротамнусы — полукустарники или невысокие (1—2 м) кустарники, иногда ползучие, с супротивными веерообразными листьями, сближенными на укороченных побегах. Листья сочленены с приросшими к прилистникам короткими черешками, прижатыми к стеблю и охватывающими его в виде влагалища. Цветки миротамнусов двудомные, с прицветниками, без околоцветника и без рудиментов противоположного пола, образуют плотноцветковые сережковидные соцветия на концах укороченных побегов. Женские цветки состоят из 3—4 сросшихся плодолистиков со свободными папиллозными столбиками и с многочисленными анатропными семязачатками; мужские — из 3—4 почти свободных (миротамнус веерolistный) или 4—8 сросшихся нитями у основания (миротамнус мускусный) тычинок, связник которых заканчивается клювовидным острием. Пыльцевые зерна с неясно выраженными апертурами, распространяются в тетрадах. Плод — септицидная коробочка с многочисленными семенами. Семена с обильным эндоспермом и маленьким зародышем.

Хотя цветки миротамнуса имеют строение, характерное для ветроопыляемых растений, на них иногда наблюдали пчел и других насекомых, посещающих их ради пыльцы.

В структуре вегетативных органов род миротамнус не имеет резко выраженных приспособительных черт к крайним условиям существования. Отмечена разница в развитии кутикулы в разных частях листа: в углублениях листа она тонкая, на выступах — толстая и клетки эпидермиса здесь более крупные, устьица расположены главным образом в углублениях. У сложенного на зиму листа устьица оказываются скрытыми и не приходят в соприкосновение с атмосферой, а толстая кутикула ребер располагается снаружи. Среди клеток

Рис. 120. Миротамнус веерolistный (Myrothamnus flabellifolia):

1 — ветвь с мужскими соцветиями; *2* — ветвь в покоящемся состоянии; *3* — мужское соцветие; *4* — женский цветок; *5* — мужской цветок.

эпидермы встречаются крупные округлые клетки со смолистым содержимым — растение издает характерный бальзамический запах.

Древесина миротамнусов примитивного типа, без древесинной паренхимы, с однорядными гетерогенными лучами. Членики сосудов имеют сложную, состоящую часто из нескольких пластинок перфорацию модифицированного лестничного типа с большим количеством неправильно соединенных между собой перекладин. Такая перфорация затрудняет ток воды и кажется не адекватной существованию этих растений в условиях с ее кратковременной доступностью (простые перфорации лучше обеспечивают быстрое всасывание и проведение воды). По мнению Ш. Карлквиста (1976), такой тип перфораций мог развиться у растений со сниженной скоростью проводимости воды в ответ на сильное натяжение ксилемы во время длительного сухого сезона; в данном случае низкая скорость транспирации и проводимости определяется редуцированными размерами листьев этих кустарников.

Семейство миротамновых по морфологическим и фитохимическим данным родственно гамамелисовым и платановым, но наличие секреторных вместилищ, развитие зародышевого мешка, строение пыльцевых зерен, так же как и строение древесины, отличают их от этих семейств.

Большого хозяйственного значения миротамновые не имеют. Местное население Африки

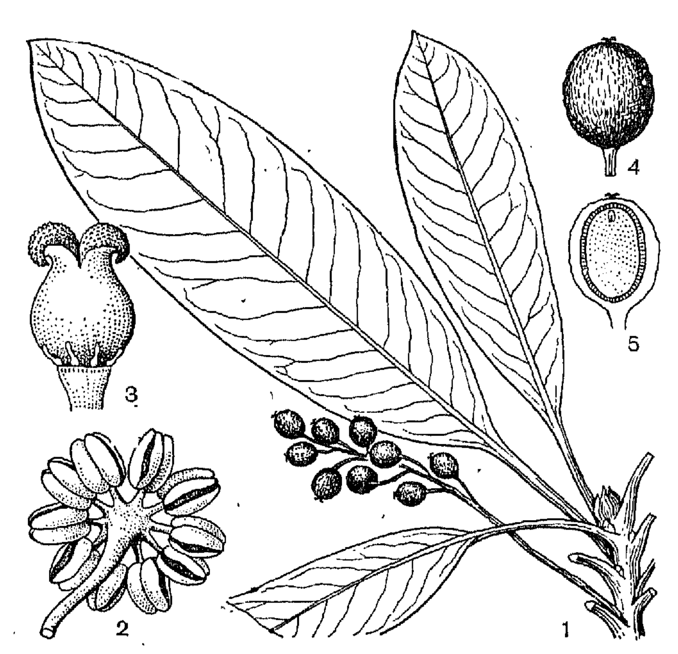


Рис. 121. Дафнифиллум длинночерешковый (Daphniphyllum macropodum):

1 — побег с плодами; *2* — мужской цветок; *3* — женский цветок; *4* — костянка; *5* — продольный разрез костянки.

заваривает их листья как чай и употребляет его от различных болезней. Измельченные в порошок листья смешивают с жиром и используют для натирания тела.

СЕМЕЙСТВО ДАФНИФИЛЛОВЫЕ (DAPHNIPHYLLACEAE)

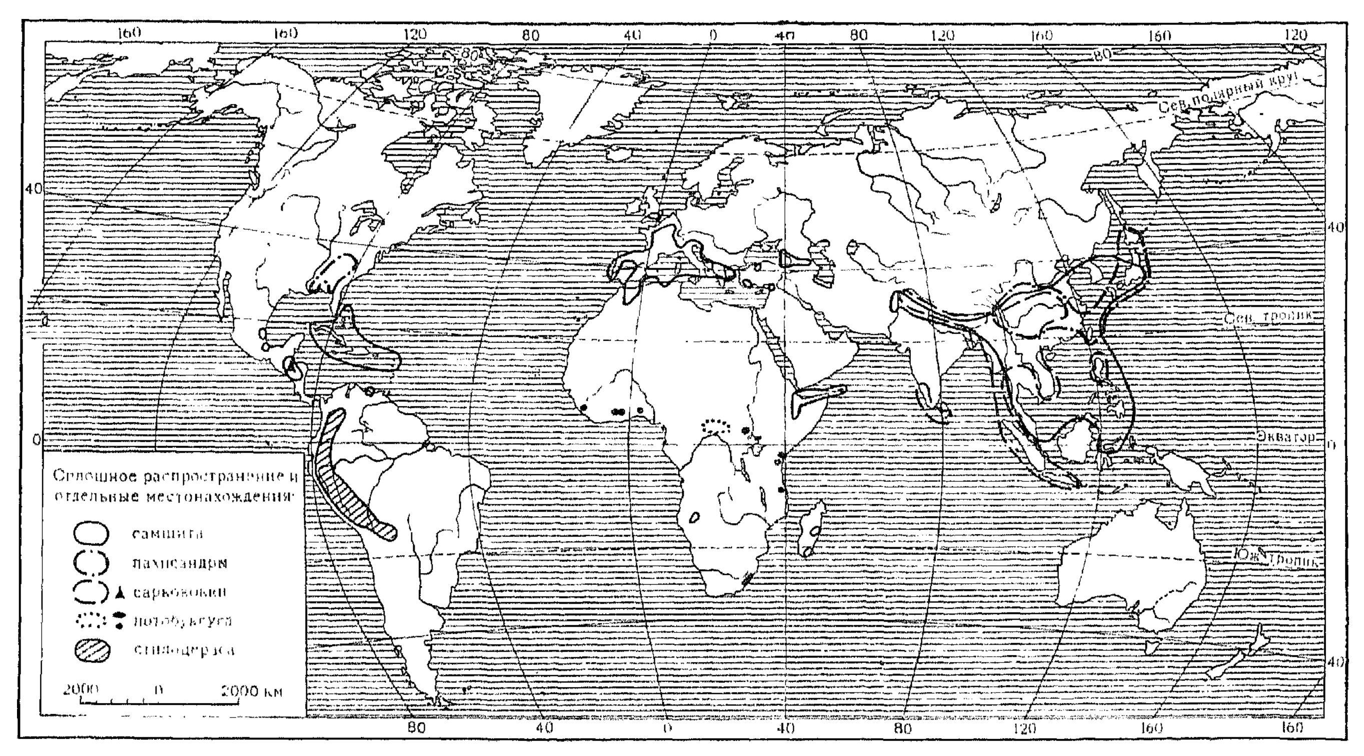
В ботанических садах и парках Черноморского побережья Кавказа можно встретить вечнозеленое деревце с красивой блестящей темно-зеленой листвой; особенную нарядность придают ему красноватые молодые побеги и красные черешки листьев и жилок крупных кожистых листьев, похожих на листья лавровых. Это *дафнифиллум длинночерешковый* (Daphniphyllum macropodum, рис. 121) — растение горных лесов Китая, Кореи и Японии. Его часто выращивают в садах Японии как декоративное, а листья используют в качестве новогоднего поздравления.

Род дафнифиллум (от греч. dáphne — лавр и phyllon — лист), единственный представитель семейства дафнифилловых, насчитывает около 10 видов. Он распространен в Восточных Гималаях, Ассаме, в континентальном Китае и на острове Тайвань, в Корее, Японии, на Курильских островах (*дафнифиллум низкий* — D. humile) и на Малайском архипелаге, а также на Малабарском берегу в Индии (*дафнифиллум нилгирийский* — D. neilgherrense) и в Шри-Ланке (*дафнифиллум нилгирийский* разновидность *одноцветная* — D. neilgherrense var. concolor). Представители этого рода обычно невысокие вечнозеленые деревья (дафнифиллум длинночерешковый высотой до 25—30 м) или кустарники с очередными, иногда почти мутовчатыми листьями, скученными на верхушках ветвей, встречаются в подлеске влажных тропических и умеренных лесов, в зарослях кустарников, по берегам рек, поднимаясь в горы до 1000—3000 м над уровнем моря (*дафнифиллум сизоватый* подвид *борнеоский* — D. glaucescens subsp. borneense, 3300—3600 м над уровнем моря, Калимантан).

Почки дафнифиллума снабжены черепитчатыми чешуями. Листья цельные, длинночерешковые, перистонервные, обычно кожистые, темно-зеленые, с восковым налетом, снизу часто голубовато-сизые, иногда с сосочками. Листья сохраняются немногим больше года и опадают вскоре после распускания молодых листьев. Устьица парацитные. В листьях и стеблях имеются идиобласты, содержащие кристаллы. Перфорация члеников сосудов лестничная, с 20—30 и более тонких перекладин.

Виды дафнифиллума — двудомные растения. Мелкие цветки, собранные в пазушные кисти, безлепестные, с опадающими прицветничками. 3—6 мелких сросшихся чашелистиков образуют покров цветка, иногда они отсутствуют, и тогда завязь обычно бывает окружена 5—10 стаминодиями (дафнифиллум длинночерешковый, *дафнифиллум гималайский* — D. himalayense). В мужских цветках по 6—12 тычинок с очень короткими нитями и крупными четырехгнездными пыльниками, вскрывающимися продольно. Рудимент гинецея отсутствует. Гинецей в женских цветках составлен 2 (редко 4) плодолистиками, с 2 короткими загнутыми столбиками с рыльцевой поверхностью на внутренней их стороне. Завязь не полностью двугнездная, в каждом гнезде по 2 анатропных висячих семязачатка. У дафнифиллума длинночерешкового были описаны псевдогермафродитные цветки, не завязывающие плоды, с завязью и с крупными стаминодиями, образующими пыльцу, но с недоразвитыми семязачатками. Пурпурно-черные или черные, иногда с налетом эллипсоидальные костянки имеют бугорчатый или бородавчатый перикарпий. В основании они иногда окружены чашелистиками, а на их верхушке обычно сохраняются неопавшие рыльца. Единственное крупное семя с тонкой кожурой содержит обильный мясистый маслянистый эндосперм, в верхней части которого находится маленький зародыш.

Листья дафнифиллума низкого используются в Японии для курения. Древесина дафнифиллума длинночерешкового находит применение в токарном деле. В Китае это растение



Карта 14. Ареалы родов семейства самшитовых.

применяют как тонизирующее. Кора, листья и семена дафнифиллума длинночерешкового и *дафнифиллума банканского* (D. bancanum) содержат алкалоид дафнифиллин — яд, парализующий сердце. К ядовитым растениям принадлежат также *дафнифиллум лавровидный* (D. laurinum) и *дафнифиллум чашечковидный* (D. calycinum), в семенах которых содержится 1,2% алкалоидов.

СЕМЕЙСТВО САМШИТОВЫЕ (BUXACEAE)

В семействе всего 5 родов и не более 80 видов. Оно имеет очень широкий и разорванный ареал (карта 14). Его представители встречаются как в умеренных, так и в субтропических и тропических областях Евразии, Африки и Америки, а также на Мадагаскаре и на острове Сокотра. Наиболее широко распространен род *самшит*, или *буксус* (Buxus), представленный примерно 50 видами. Гораздо более узкое распространение имеет очень близкий к самшиту и не всеми ботаниками признаваемый род *нотобуксус* (Notobuxus, 7 видов в тропической и Южной Африке и на Мадагаскаре), а также роды *саркококка* (Sarcococca, около 15 видов, распространенных от Афганистана через Индию до Центрального Китая, Филиппинских островов и Малайи), *пахисандра* (Pachysandra, рис. 122, 3 вида в Восточной Азии и 1 вид в приатлантических штатах Северной Америки) и *стилоцерас* (Styloceras, 3 вида в тропических Андах от Колумбии до Боливии).

По внешнему виду самшитовые довольно сильно различаются между собой. Большинство самшитовых — вечнозеленые невысокие деревья и кустарники, и только виды пахисандры представляют собой многолетние травы. Листья у всех самшитовых простые, цельные или зубчатые, супротивные или очередные, лишенные прилистников. По исследованиям М. А. Барановой, для листьев самшитовых характерны большей частью латероцитные устьица, окруженные 3—6 боковыми побочными клетками, реже энциклоцитные и аномоцитные, а также промежуточные формы между энциклоцитными и латероцитными (рис. 123).

Анатомическое строение стебля самшитовых достаточно примитивно. Членики сосудов у них узкие и, как правило, с лестничной перфорацией, причем число перекладин доходит до 30 и больше.

Цветки самшитовых обычно в пазушных колосьях или густых кистях, мелкие, безлепестные, однополые (рис. 122), обычно однодомные, иногда с рудиментами гинецея или тычинок, редко немногие из них обоеполые. Чашелистиков обычно 4, реже 5 (стилоцерас), редко они отсутствуют (у мужских цветков стилоцераса). Тычинок 4, 6 (нотобуксус) или от 6 до 30 (стилоцерас), с длинными нитями и обычно крупными пыльниками. В пыльниках разви-

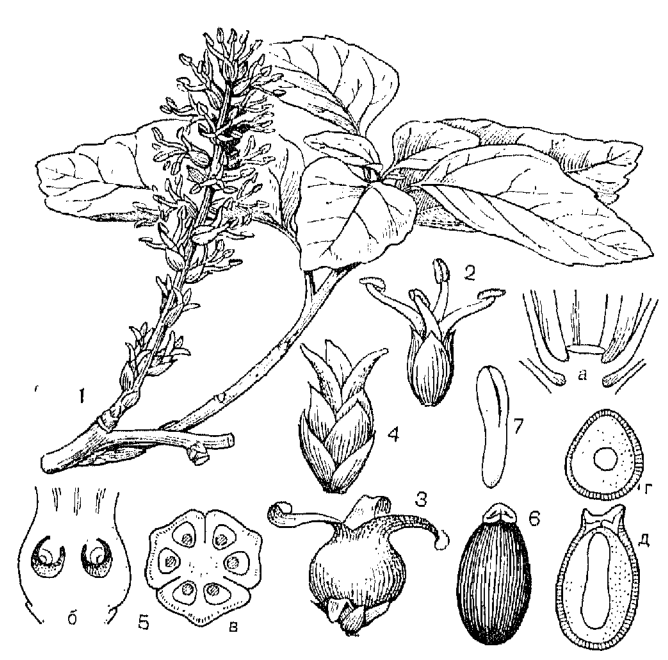


Рис. 122. Пахисандра лежачая (Pachysandra procumbens):

1 — часть побега с соцветием; *2* — мужской цветок (*а* — мужской цветок с рудиментарным гинецеем, видны основания тычинок); *3* — женский цветок; *4* — женский цветок с околоцветником; *5* — завязь (*б* — в продольном, *в* — в поперечном разрезе); *6* — семя (*г* — в поперечном, *д* — в продольном разрезе); *7* — зародыш.

ваются характерные многопоровые пыльцевые зерна, поверхность которых покрыта густо расположенными выростами, образующими более или менее ясно выраженную сетку.

Гинецей синкарпный, состоящий из 3, реже 2 или 4 плодолистиков, со свободными или редко у основания коротко сросшимися столбиками, у которых рыльцевая поверхность протягивается на внутренней стороне. В каждом гнезде завязи по 2 висячих семязачатка.

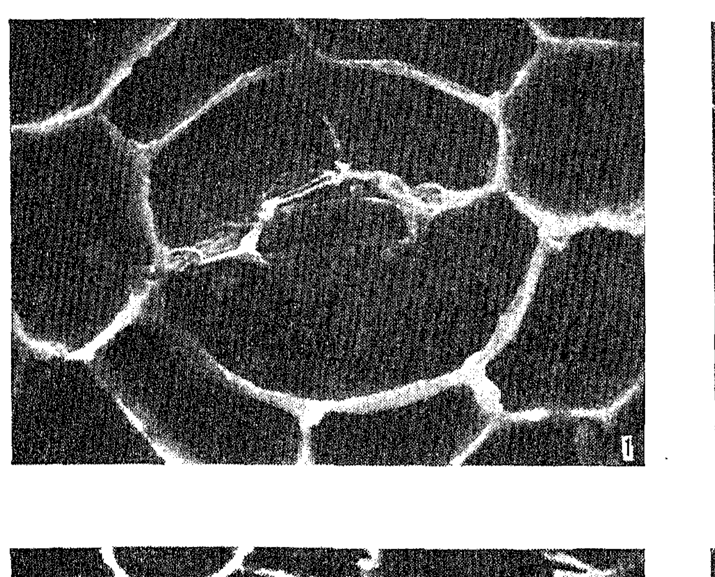
Опыление у самшитовых производится насекомыми, но детали биологии опыления не изучены. У самшита известно и самоопыление.

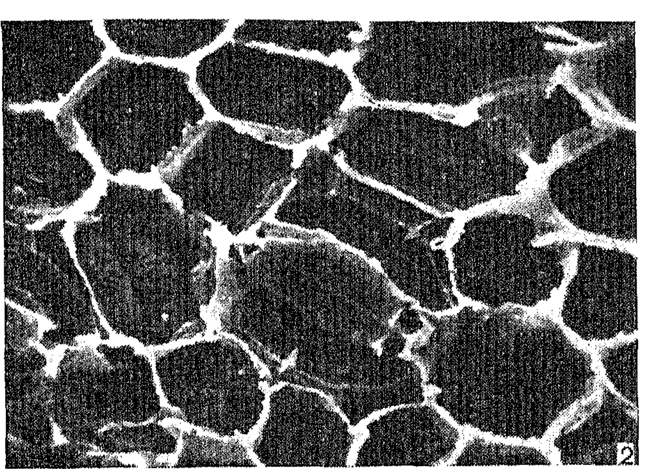
У большинства самшитовых плод — коробочка, но у саркококки и стилоцераса — костянка. У самшита плоды взрывающиеся: внутренний слой околоплодника отделяется от внешнего и, быстро изгибаясь, выстреливает черные блестящие семена.

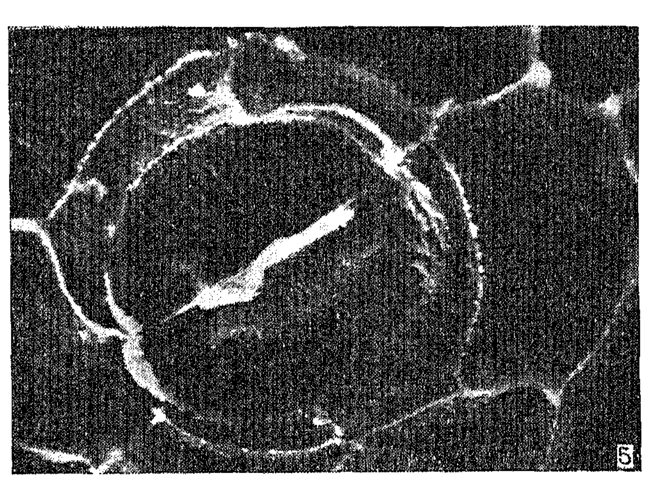
Наиболее известным и самым крупным родом в семействе является самшит. Виды самшита — небольшие деревья или кустарники с супротивными, цельнокрайними, перистонервными, короткочерешковыми, кожистыми листьями. Несмотря на мелкие невзрачные цветки самшита, блестящая темная листва делает его одной из ценных декоративных пород. В культуре наиболее известны мелколистные виды, такие, как средиземноморский *самшит вечнозеленый* (Buxus sempervirens) и очень близкий к нему японо-китайский *самшит мелколистный* (B. microphylla), а также несколько более крупнолистный и очень красивый *самшит балеарский* (B. balearica, Южная Испания, Балеарские острова и остров Сардиния). Культивируются и некоторые другие виды, в том числе китайский *самшит Харланда* (B. harlandii).

Наиболее обширный ареал у самшита вечнозеленого. Область естественного распространения этого вида — Южная Европа, Западная Азия, Северная Африка. Его эндемичные расы на территории СССР расцениваются некоторыми ботаниками как отдельные виды: растущий в лесах Западного Закавказья самшит выделяют в самостоятельный вид — *самшит колхидский* (B. colchica), а обитателя тенистых лесов Талыша называют *самшит гирканский* (B. hyrcana). Другие ботаники считают их только подвидами самшита вечнозеленого. Самшит вечнозеленый считается одним из наиболее теневыносливых древесных растений (он довольствуется всего $^{1}/_{108}$ от полного освещения). И хотя он предпочитает влажные ущелья, он хорошо развивается вблизи Каракумов, в залитом знойным солнцем Ашхабаде и в других южных городах, где его успешно используют для озеленения. Он предпочитает плодородные карбонатные почвы, но нередко встречается и на известняковых скалах.

Из-за крайне медленного роста редко можно увидеть деревья выше 10—12 м. Даже 500-летние экземпляры (а это, по-видимому, предельный возраст самшита) едва достигают в высоту 18—20 м и толщины ствола 50 см; в год прирастает не более 1 мм древесины. Плотная древесина самшита (плотность в сухом состоянии — 0,94—0,97 г/см^3, свежесрубленная древесина тонет в воде) почти целиком состоит из толстостенных волокнистых трахеид и узких сосудов. Годичные приросты незначительны и их границы почти незаметны. Древесина ценится весьма высоко и издавна используется для токарных изделий. Самшитовые гребни обнаружены в раскопках древнего Новгорода. В XIX в. из древесины самшита делали ткацкие челноки. Она идет на изготовление музыкальных инструментов, гравировальных досок, где особенно ценна ее износоустойчивость, позволяющая получать большое число отпечатков. Из древесины самшита делают шкатулки, трости и т. п. Опилки пригодны для тонкой полировки ювелирных изделий. На мировом рынке особенно ценится прямоствольный «абхазский боксвуд» — древесина самшита из влажных лесов Западного Закавказья. В конце прошлого века Россия ежегодно вывозила на мировой рынок до 2500 т ценной древесины: для этого рубили несколько







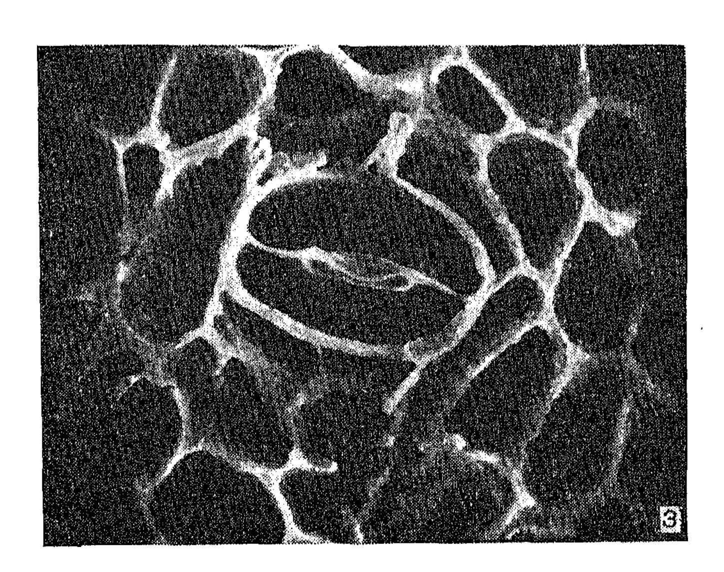


Рис. 123. Устьичные аппараты самшитовых и симмондсиевых под сканирующим электронным микроскопом.

Аномоцитный устьичный аппарат: *1* — у самшита вечнозеленого (Buxus sempervirens). *Латероцитный устьичный аппарат*: *2* — у самшита подколончатого (B. subcolumnaris); *3* — у симмондсии китайской (Simmondsia chinensis); *4* — у стилоцераса лавролистного (Styloceras laurifolium). *Не вполне энциклоцитный*: *5* — у саркококки сливовидной (Sarcococca pruniformis).

тысяч деревьев. Недаром создатель Батумского ботанического сада А. Н. Краснов в то время писал: «Хищническая система лесного хозяйства на Кавказе скоро совершенно уничтожит большие деревья самшита, оставив его в виде низкорослого кустарника по берегам рек». Карта, помещенная в первом томе «Жизни растений» (с. 160), показывает, как сократился ареал этого вида в историческое время. В нашей стране места его естественного обитания невелики и почти все объявлены заповедными. Появилась необходимость ограничить не только рубку самшита, но даже обламывание его веток для букетов. Уникальным природным памятником является тиссо-самшитовая роща близ Хосты — почти сплошной массив самшита площадью 300 га,— объявленная заповедной еще в 1930 г. (входит в состав Кавказского государственного заповедника).

В культуру для озеленения самшит вечнозеленый введен еще в античные времена. Благодаря медленному росту он хорошо переносит стрижку. Садоводы Древнего Рима умели придавать ему причудливый облик. Многочисленные садовые формы отличаются окраской и формой листьев. Выведены карликовая и плакучая формы.

Другой, также широко известный в декоративном садоводстве представитель самшитовых — род пахисандра. В отличие от самшита виды пахисандры не деревья и даже не кустарники, а многолетние травы. Листья у них очередные, вечнозеленые или, реже, опадающие (американская *пахисандра лежачая* — Pachysandra procumbens, рис. 122), довольно широкие и обычно крупнозубчатые, трехнервные. Цветет весной и опыляется пчелами. Японо-китайская *пахисандра верхушечная* (P. terminalis), характеризующаяся верхушечными соцветиями, доходит до Южного Сахалина, где произрастает на скалистых склонах. Пахисандра очень хороша для бордюров и каменных горок.

Гораздо менее известна саркококка. Все виды саркококки — вечнозеленые кустарники с очередными, цельнокрайними, кожистыми, обычно перистонервными листьями. Некоторые виды, особенно китайская *саркококка иглицелистная* (Sarcococca ruscifolia) и гималайско-китайская *саркококка Хукера* (S. hookeriana), культивируются ради красивой блестящей листвы.

СЕМЕЙСТВО СИММОНДСИЕВЫЕ (SIMMONDSIACEAE)

К этому семейству относится один монотипный род *симмондсия* (Simmondsia). Единственный вид этого рода *симмондсия китайская* (S. chinensis), несмотря на свое название, в Китае не встречается вовсе. Это чисто американское растение, произрастающее на юго-западе США и в Северо-Западной Мексике. На юге Нижней Калифорнии симмондсия доходит до широты города Ла-Пас. Почему же она называется китайской? Объясняется это тем, что, когда в 1822 г. немецкий ботаник Иоганн Линк описал это растение под названием самшита китайского, он не знал его истинного географического распространения и ошибочно считал его родиной Китай. Такие казусы в истории ботаники происходили неоднократно. Но по общепринятым правилам ботанической номенклатуры первоначальный видовой эпитет (в данном случае chinensis, что значит «китайский») менять нельзя и поэтому он сохранился и после того, как описанное Линком растение было выделено в самостоятельный род симмондсия. Предложенный новый эпитет «калифорнийский» был отвергнут.

Симмондсия — сильно ветвистый вечнозеленый кустарник высотой обычно 1—2 м (иногда даже до 3 м), с сидячими, супротивными, цельными листьями, лишенными прилистников. В отличие от видов близкого семейства самшитовых симмондсия характеризуется включенной (интерксилярной) флоэмой концентрического типа, что связано с так называемым «аномальным» способом вторичного роста стебля (последовательные, концентрические кольца ксилемы и флоэмы образуются в перицикле и отделяются друг от друга узкими кольцами паренхимы). Кроме того, у симмондсии, в отличие от самшитовых, членики сосудов с третичными спиральными утолщениями, а перфорация исключительно простая. Все эти анатомические признаки указывают на бóльшую специализированность симмондсии по сравнению с самшитовыми. Это объясняется тем, что симмондсия — типичный ксерофит, произрастающий в пустынях и в чапарале.

Цветки симмондсии мелкие, однополые, двудомные, лишенные лепестков. Тычинок 10—12, с очень короткими нитями. Пыльцевые зерна 3—4-поровые (рис. 124). Гинецей состоит из 3 плодолистиков и имеет свободные, тонкие, опадающие столбики, усаженные по всей длине сосочками. Завязь верхняя, 3-гнездная, с одним висячим семязачатком в каждом гнезде. Плод — трехгранная локулицидная коробочка. В отличие от самшитовых семена симмондсии лишены эндосперма. Одной из интереснейших особенностей симмондсии является наличие в ее толстых, мясистых семядолях жидкого воска (эфиров жирных кислот и спиртов), который, как утверждает английский ботаник Дж. Воон (1970), больше нигде в растительном мире неизвестен. Жидкий воск представляет собой

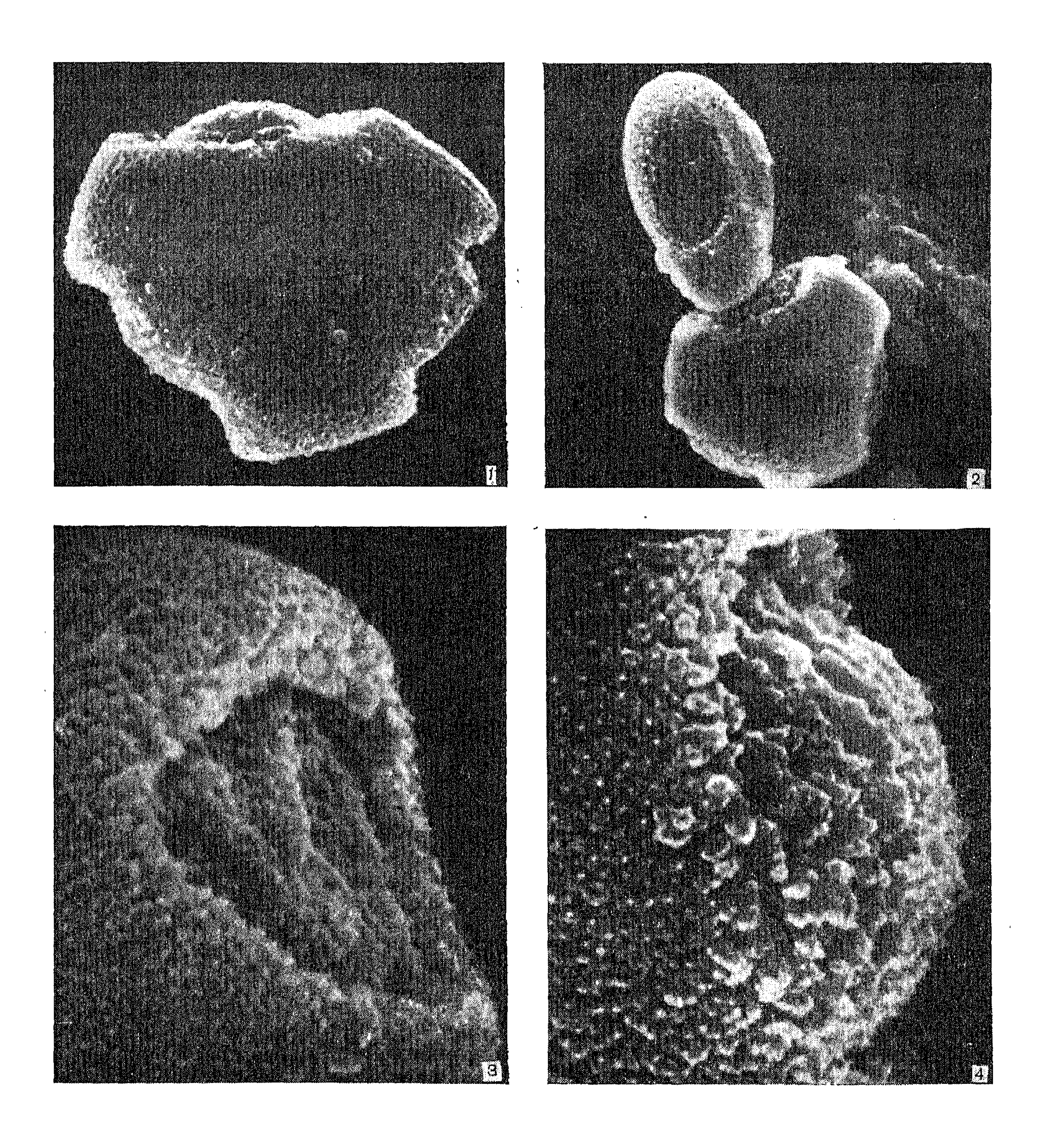


Рис. 124. Пыльцевые зерна симмондсии китайской (Simmondsia chinensis) под сканирующим электронным микроскопом:

1 — общий вид пыльцевого зерна (увел. 3000); *2* — два пыльцевых зерна (увел. 1500); *3* — пыльцевое зерно со стороны апертуры (увел. 5000); *4* — пыльцевое зерно с крышечкой (увел. 5000).

запасное питательное вещество, используемое при прорастании семени.

Семена хохобы (jojoba — местное название симмондсии) индейцы использовали в пищу и в качестве корма для домашних животных. Кроме того, жидкий воск применялся для медицинских целей и восстановления волос. В наши дни уникальный жидкий воск хохобы приобрел большое значение в промышленности для производства трансформаторного масла, смазочных материалов для различных машин и механизмов, в том числе для самолетов и автомобилей, а также в производстве пластиков. Но наибольшее значение жидкий воск хохобы приобрел для замены спермацета — вещества, получаемого из жидкого животного воска, заключенного в голове кашалота. Как показали специальные исследования американских ученых, имеется много общего в химическом составе и реологических свойствах жидкого воска хохобы и спермацета. В связи с возрастающим ограничением китобойного промысла хохоба приобретает все большее значение и со временем станет, вероятно, единственным источником жидкого воска. Так как в США спермацет причисляется к стратегическим материалам, то хохоба приобретает особое значение. Естественные запасы хохобы ограничены, и поэтому в США принимаются меры к возможно более широкому возделыванию этого чрезвычайно ценного растения. Так как хохоба очень непритязательна к почвенным условиям, крайне засухоустойчива и может произрастать при дневной температуре до +45 °С, то ее возделывание в пустынях весьма перспективно. Она требует некоторого количества влаги только в течение зимы и весны, когда цветет и плодоносит. Кроме того, хохоба довольно солеустойчива и вполне способна расти и цвести при содержании в почвенной воде солей в количестве 7000 мг/л. Однако хохоба, особенно в ювенильной стадии, чувствительна к морозам. Хохоба живет более 100 лет и может достигать даже 200-летнего возраста.

ПОРЯДОК ЭВКОММИЕВЫЕ (EUCOMMIALES)

СЕМЕЙСТВО ЭВКОММИЕВЫЕ (EUCOMMIACEAE)

Ботаники познакомились с *эвкоммией* (Eucommia), называемой также китайским гуттаперчевым деревом, лишь в конце XIX в., когда знаменитый исследователь китайской флоры Огастин Генри прислал на родину, в Англию, среди собранного в 1887 г. обширного гербария три экземпляра этого удивительного растения (ветви с плодами и кору). На гербарных этикетках О. Генри отметил, что кора, под названием ду-чжун, издавна используется китайцами как лекарственное средство. Позже выяснилось, что ду-чжун и ранее привозили в Европу, что он демонстрировался на Международной выставке в Париже в 1878 г. как китайское тонизирующее средство и как лекарственное растение. Ду-чжун значится в древнейшем китайском травнике (Бень цао), составленном, по преданию, легендарным китайским императором Шень-нуном (конец IV тысячелетия до н. э.), который научил людей пахоте, установил лекарственные и другие свойства растений, основал китайскую медицину. Таким образом, эвкоммия известна китайцам уже более 5000 лет.

Английский ботаник Д. Оливер, к которому попал материал О. Генри, обратил внимание на изобилие нитей беловатого резиноподобного вещества (позже определенного как гуттаперча) в листьях, плодах и коре (рис. 125): при разламывании, разрывании части растения не распадались, но оставались сцепленными многочисленными эластичными тяжами. Эти тяжи представляют собой особого состава млечный сок (латекс), а именно — гуттаперчу. Другое китайское название эвкоммии — цзы-лянь, в переводе «шелковые нити» — как раз и указывает на гуттаперчу. В 1890 г. Д. Оливер опубликовал первое научное описание этого растения, назвав его *эвкоммией ильмовидной* (E. ulmoides, рис. 126, 127), или, как чаще пишут в русской литературе, *эвкоммией вязолистной*. В латинском родовом названии Eucommia (от греч. eu — хорошо и kommi — камедь) Д. Оливер отразил наличие гуттаперчи в растении. В пору назревавшего в то время резинового бума это свойство эвкоммии способствовало ее всестороннему исследованию. Знаменитый арборетум Мориса де Вильморена под Парижем начал с 1896 г. размножение эвкоммии (преимущественно черенками). В 1897 г. первые экземпляры живой эвкоммии попали в Англию, в 1906 г.— в Россию (Сухуми). Еще перед первой мировой войной в русских газетах и журналах появились оптимистические заметки о возможности получения гуттаперчи в странах с умеренным климатом посредством разведения эвкоммии.

Новая, «научная» жизнь эвкоммии в ботанике началась с того, что ученые были поставлены в тупик относительно ее родства с другими цветковыми растениями. Д. Оливер в первой статье об эвкоммии предпочел оставить ее вне какого-либо семейства. Правда, в сборах О. Генри не было экземпляра с цветками. Спус-

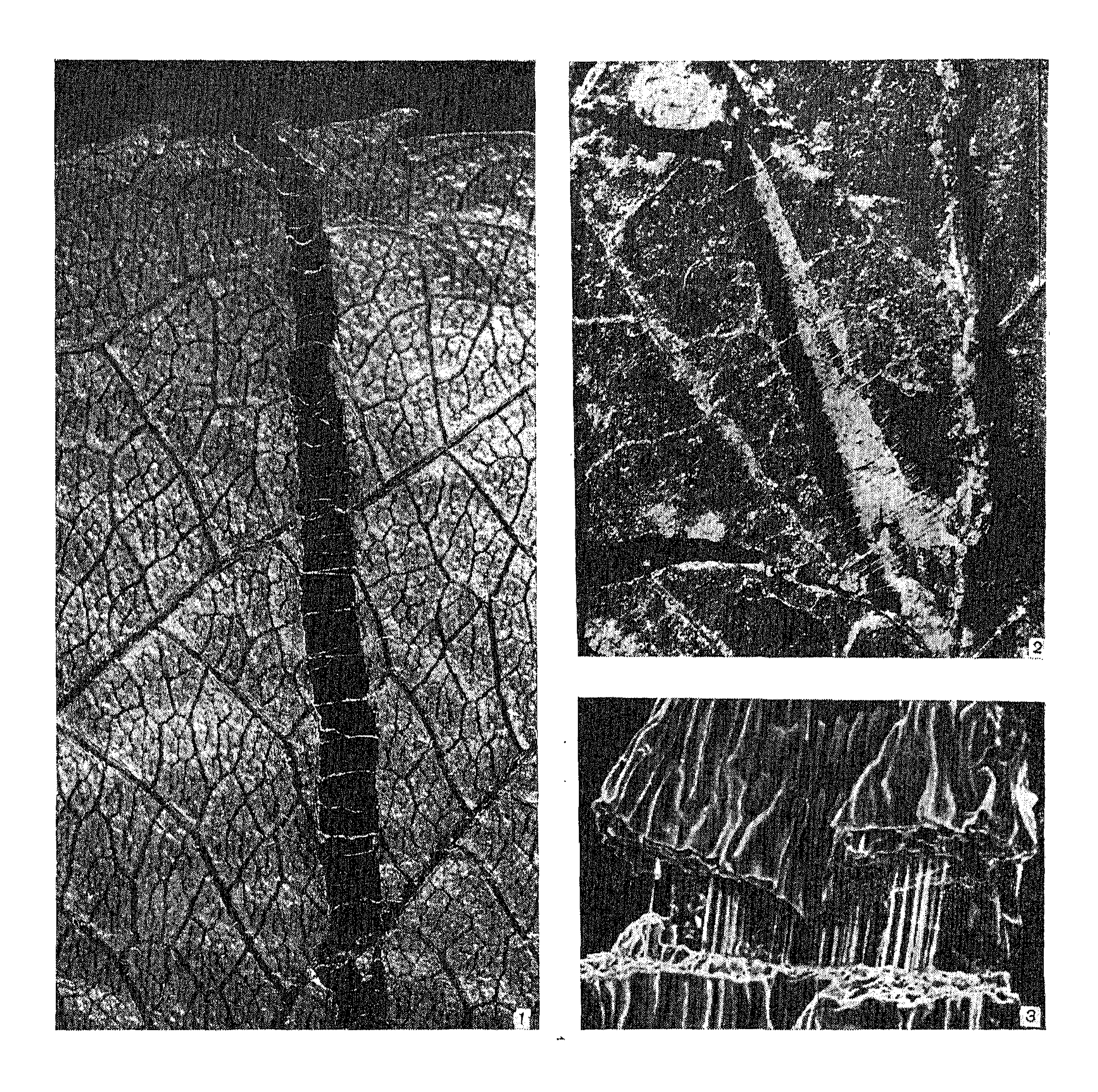


Рис. 125. Нити гуттаперчи у эвкоммии:

1 — надорванный лист эвкоммии ильмовидной (Eucommia ulmoides, увел. 5); *2* — разломанная пластинка глины с остатком листа ископаемой эвкоммии древнеильмовидной (E. palaeoulmoides), ранний миоцен (около 20 млн. лет назад), Северный Казахстан (увел. 5); *3* — надорванная тычинка эвкоммии ильмовидной под сканирующим электронным микроскопом (увел. 200).

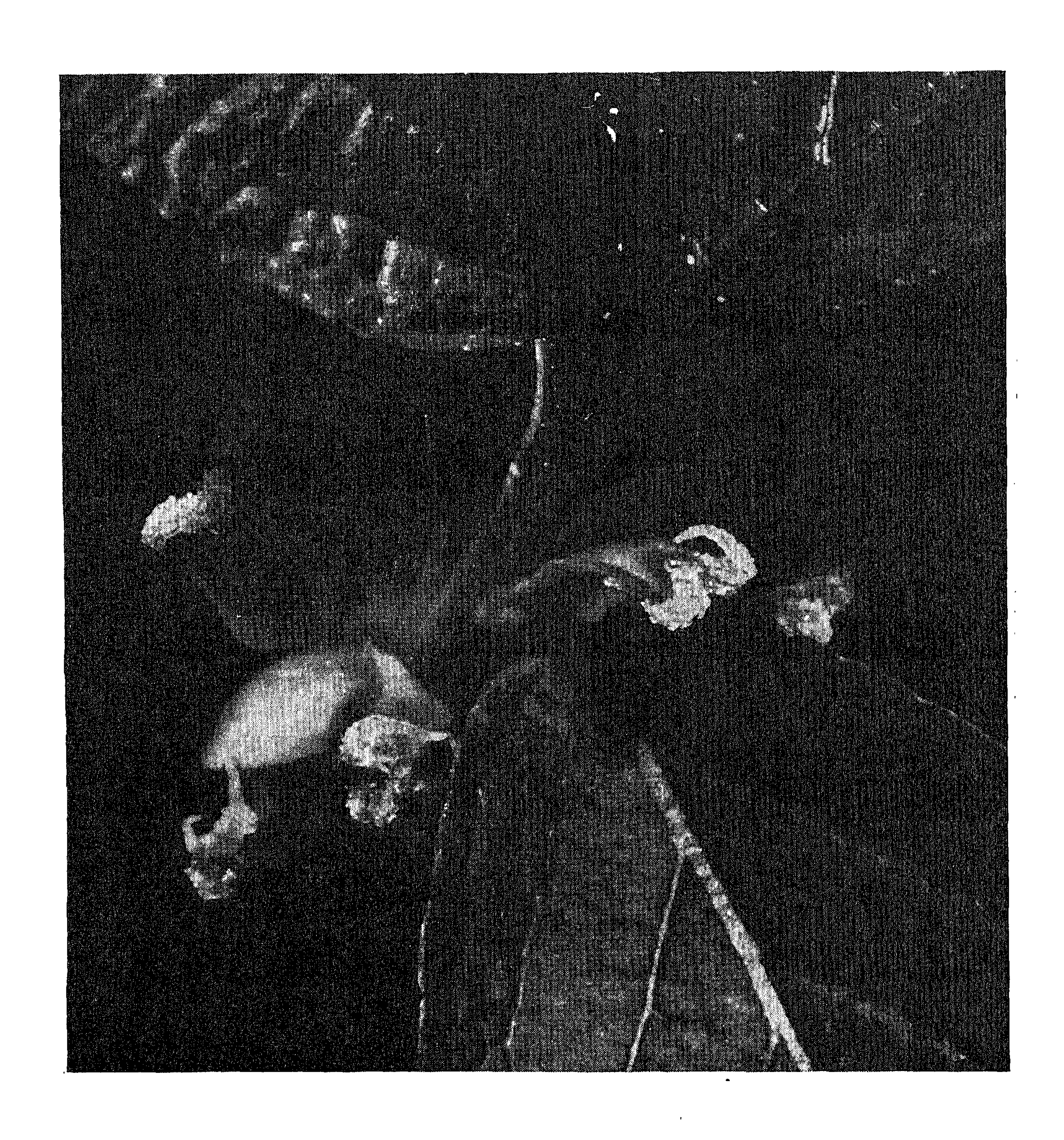
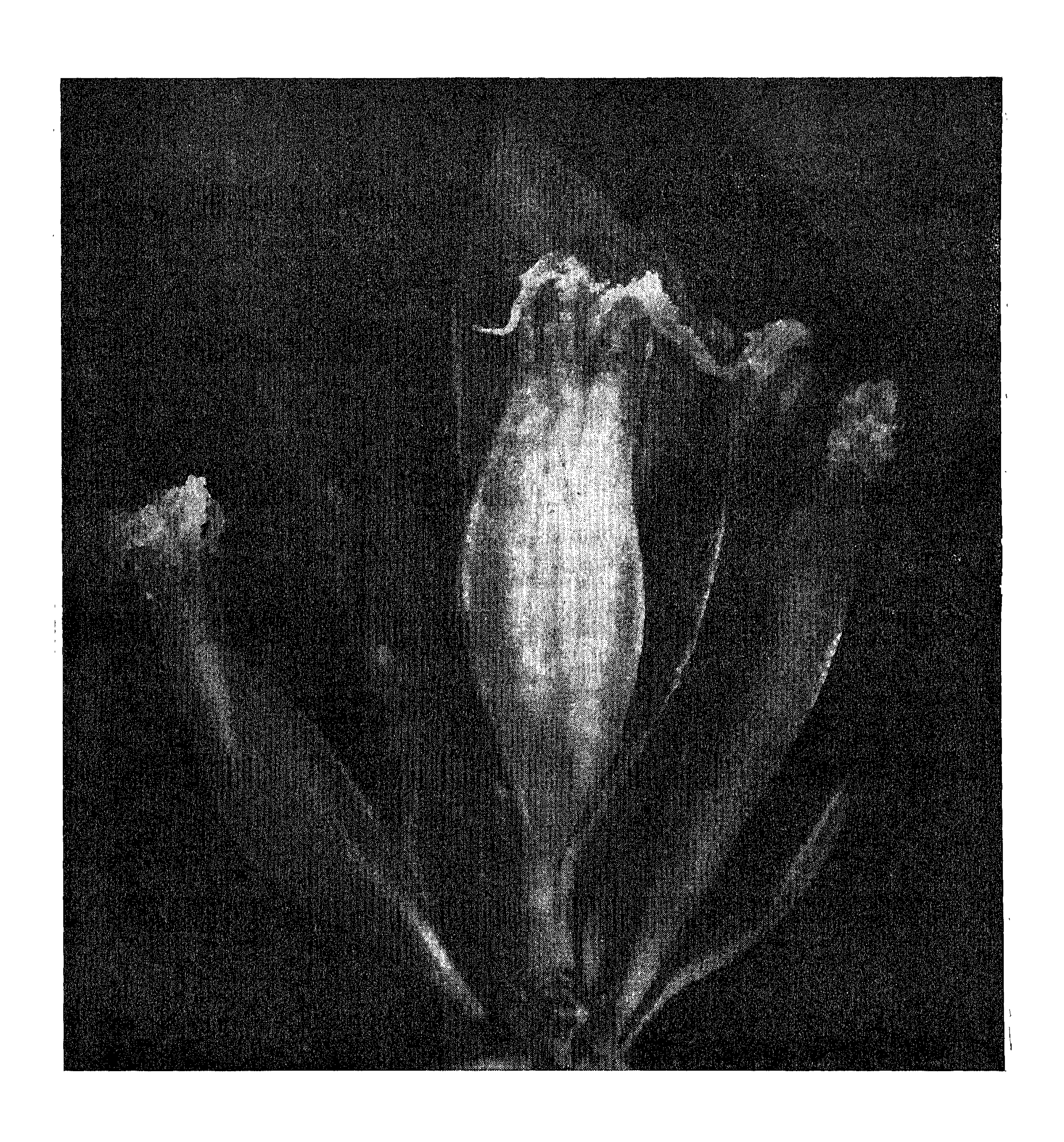


Рис. 126. Эвкоммия ильмовидная (Eucommia ulmoides):
слева — женские цветки (вид сверху);



справа — женские цветки (вид сбоку; позади цветка, расположенного в центре, виден прицветник).

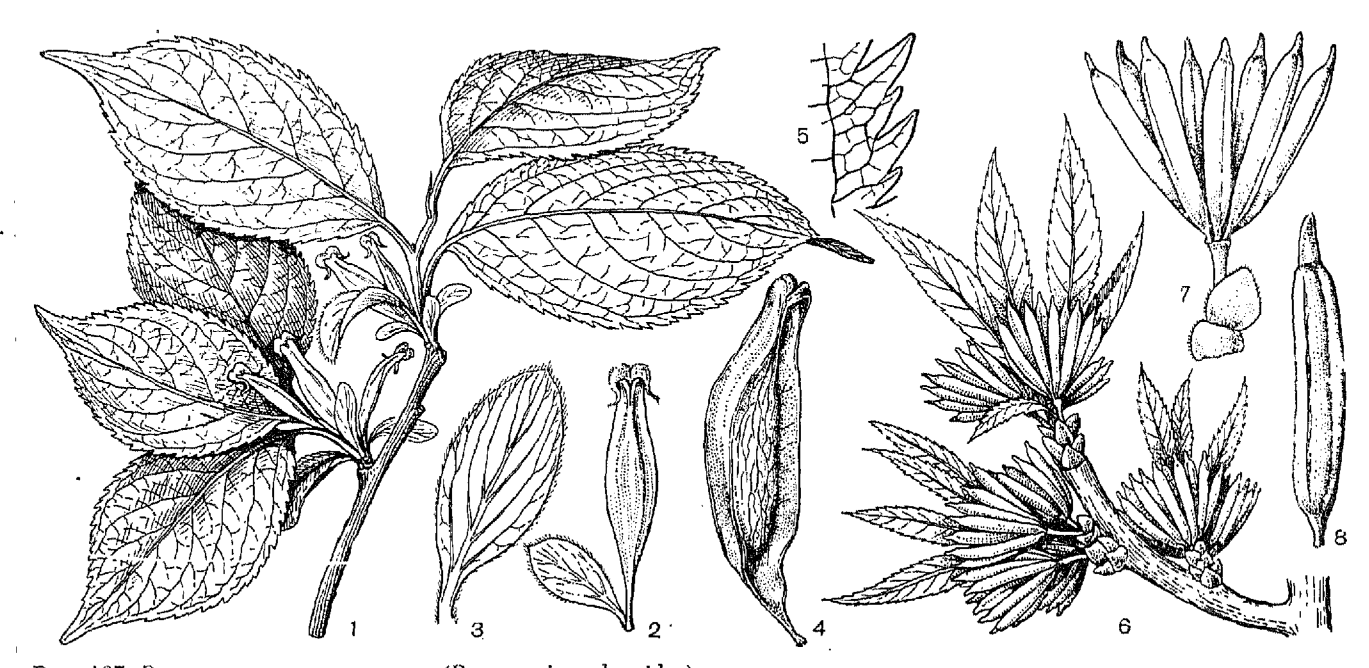


Рис. 127. Эвкоммия ильмовидная (Eucommia ulmoides):
1 — ветвь от женской особи с незрелыми листьями и женскими цветками; *2* — женский цветок (плодолистик с раздвоенным рыльцем в пазухе прицветника); *3* — прицветник; *4* — плод; *5* — край зрелого листа; *6* — ветвь от мужской особи с листьями в начальной стадии развития и мужскими цветками; *7* — мужской цветок; *8* — тычинка.

тя пять лет, получив два новых экземпляра, один с мужскими, другой с женскими цветками (эвкоммия оказалась двудомным растением), Д. Оливер отнес эвкоммию к троходендровым. Другие ботаники рассматривали родство эвкоммии с ильмовыми, гамамелисовыми, крапивными, тутовыми, магнолиевыми, молочайными, розовыми. Своеобразие эвкоммии привело ботаников к выделению этого ныне монотипного рода в самостоятельные монотипные семейство и порядок, располагающиеся в системе цветковых растений в непосредственной близости к семейству ильмовых. Как видим, Д. Оливер с завидной прозорливостью назвал эвкоммию ильмовидной, основываясь на строении листьев и плодов (добавим к этому и внешний ильмоподобный вид дерева).

Эвкоммия обычно небольшое дерево, на родине изредка достигающее в высоту 18—20 м. Гуттаперча содержится в коровой части стебля и корня, в листьях и плодах, даже в тычинках, изредка в древесине. Она вязкой консистенции, не истекающая из ствола, как у других гуттаперченосов.

Листья эвкоммии опадающие, длиной 8—18 см, очередные, простые, зубчатые, сходные с листьями вяза, но, в отличие от него, не имеющие прилистников. Гуттаперча содержится в специальных гуттовместилищах (неветвящихся клетках с булавовидными концами), которые располагаются вдоль проводящих пучков, т. е. приурочены к жилкам. Система гуттовместилищ листа представляет собой сеть, «дублирующую» жилкование. Гуттаперча — вещество очень стойкое, разлагающееся лишь при микробиологических процессах, интенсивно идущих в условиях аэрации и повышенной влажности. В сухом состоянии (например, в гербариях) гуттаперча сохраняется весьма долго. Имеется много находок гуттаперчи в ископаемом состоянии. Большей частью ботаническая принадлежность ископаемой гуттаперчи остается неизвестной. Но автору этих строк своими глазами удалось увидеть настоящее чудо. Из Северного Казахстана геологами были доставлены в Ленинград ископаемые листья эвкоммии. Каждый лист представлял собой тонкую мумифицированную пленку, крепко спаянную с породой — плотной пластинчатой глиной раннемиоценового возраста. Хрупкие пластинки глины толщиной менее 1 см в результате неудачной упаковки оказались расколотыми на много частей. Когда же образец извлекали из пакета, кусочки глины повисали, подрагивая, на тонких многочисленных нитях, вполне выдерживавших тяжесть глины и не утративших эластичность. А ведь эта гуттаперча пролежала в земных недрах не менее 20 млн. лет! Для склеивания кусочков породы требовалась поистине ювелирная точность движений, и палеоботаник невольно сравнивал свою работу с работой археолога (сходную с ней и во многих других отношениях). По листьям, кропотливо склеенным из кусочков, удалось установить, что

найдена *эвкоммия древнеильмовидная* (E. palaeoulmoides, рис. 125).

Цветки эвкоммии собраны в бокоцветные соцветия или одиночные, однополые, лишенные околоцветника, на коротких цветоножках. Цветение обычно растягивается на 40—50 дней, причем женские цветки запаздывают в развитии, в связи с чем иногда наблюдается партенокарпия (образование бессемянных плодов). В условиях искусственного разведения эвкоммии отмечены случаи появления на мужских особях обоеполых недоразвитых и уродливых цветков.

Мужские цветки состоят из 4—12 (иногда больше) тычинок. Нити тычинок очень короткие; пыльники линейные, с остроконечным надсвязником, вскрываются продольно. Женские цветки, как и мужские, представлены только фертильными частями. Гинецей сплюснутый, на верхушке раздвоенный, с отогнутыми столбиками, на внутренней стороне которых развита рыльцевая поверхность. Соответственно этому и плод эвкоммии сплюснутый, с выемчатой верхушкой. Средние размеры плодов длиной 3—4 см и шириной 6—12 мм. Околоплодник, разрастаясь, образует крыловидную кожистую оторочку (крыло плода). Плод эвкоммии первично двугнездный, но из двух (в каждом гнезде по одному) семязачатков нормально развивается только один, а второй остается недоразвитым, стерильным. Отставшее в развитии гнездо спадается, и зрелый плод становится асимметричным, согнутым, а крыло со стороны стерильного гнезда более широким. Еще резче асимметрия у плодов из палеогеновых отложений Северной Америки, описанных под названием *эвкоммия горная* (E. montana).

Плантации эвкоммии в Китае появились очень давно, еще в Танскую эпоху (618—907). Поэтому сейчас отделить искусственную часть ареала от естественной очень трудно. Ареал эвкоммии целиком расположен в Китае, большей частью вдоль реки Янцзы в ее среднем течении. Он выглядит на карте как расширяющаяся к северо-западу, а затем к югу полоса, которая проходит от Чжэцзяна через Аньхой, Хубэй и Хунань, охватывая самый юг Шаньси и Шэньси, а затем через центр и восток Сычуаня, Гуйчжоу, запад Гуанси и восток Юньнани, почти достигая здесь границы с Вьетнамом. Эвкоммия обитает на высотах от 300 до 2500 м, преимущественно в подлеске горных субтропических лесов. Одиночные деревья встречаются и гораздо ниже. Считается, что в диком состоянии эвкоммия сохранилась в лесах Шэньси, Ганьсу, Аньхоя и Чжэцзяна.

Эвкоммия после ее открытия европейцами быстро распространилась как культурное растение почти по всем странам северного полушария, обладающим мягким субтропическим и теплоумеренным климатом. В СССР количество эвкоммий возрастало вначале очень медленно — от двух экземпляров в 1906 г. до 120 в 1931 г., но затем в результате заложения многочисленных плантаций (главным образом на Кавказе, Украине, в Молдавии и Средней Азии) достигло в 1960 г. 4 млн. особей. Такое быстрое размножение эвкоммии объясняется как ее свойствами (быстрый рост, сравнительная холодостойкость), так и (в большей степени) предполагаемыми перспективами технического использования в качестве гуттаперченоса. Однако искусственная гуттаперча все более вытесняет из промышленности естественную, и эвкоммию и вне ее родины начинают ценить больше за лекарственные и декоративные качества.

ПОРЯДОК КРАПИВНЫЕ (URTICALES)

СЕМЕЙСТВО ИЛЬМОВЫЕ (ULMACEAE)

Семейство ильмовых объединяет две довольно обособленные группы древесных растений, различающиеся по строению цветков, пыльцевых зерен, плодов, зародышей, анатомии листьев, основному хромосомному числу, составу химических веществ и пр. Этим двум группам обычно придают ранг подсемейств или реже самостоятельных семейств (Грудзинская, 1967). В данном издании мы принимаем их как подсемейства ильмовые (Ulmoideae) и каркасовые (Celtidoideae).

В семействе ильмовых только древесные растения с простыми очередными листьями и быстро опадающими прилистниками. Их пазушные соцветия объединяют мелкие ветроопыляемые цветки с простым чашечковидным околоцветником, расчлененным на 4—5 (9) лопастей; им противостоит примерно такое же число тычинок. Завязь верхняя, одногнездная, развивающаяся в односемянный невскрывающийся плод.

Подсемейство ильмовых — небольшая однородная группа, наиболее обособленная и наиболее примитивная в порядке крапивных. Оно объединяет 6 родов, в которые входит около 50 видов древесных растений. Центральное место среди ильмовых принадлежит роду *ильм* (Ulmus), включающему более 75% видов подсемейства, распространенных от умеренной до тропической зоны северного полушария.

У всех родов подсемейства ильмовых, даже настоящих тропических, молодые формирую-

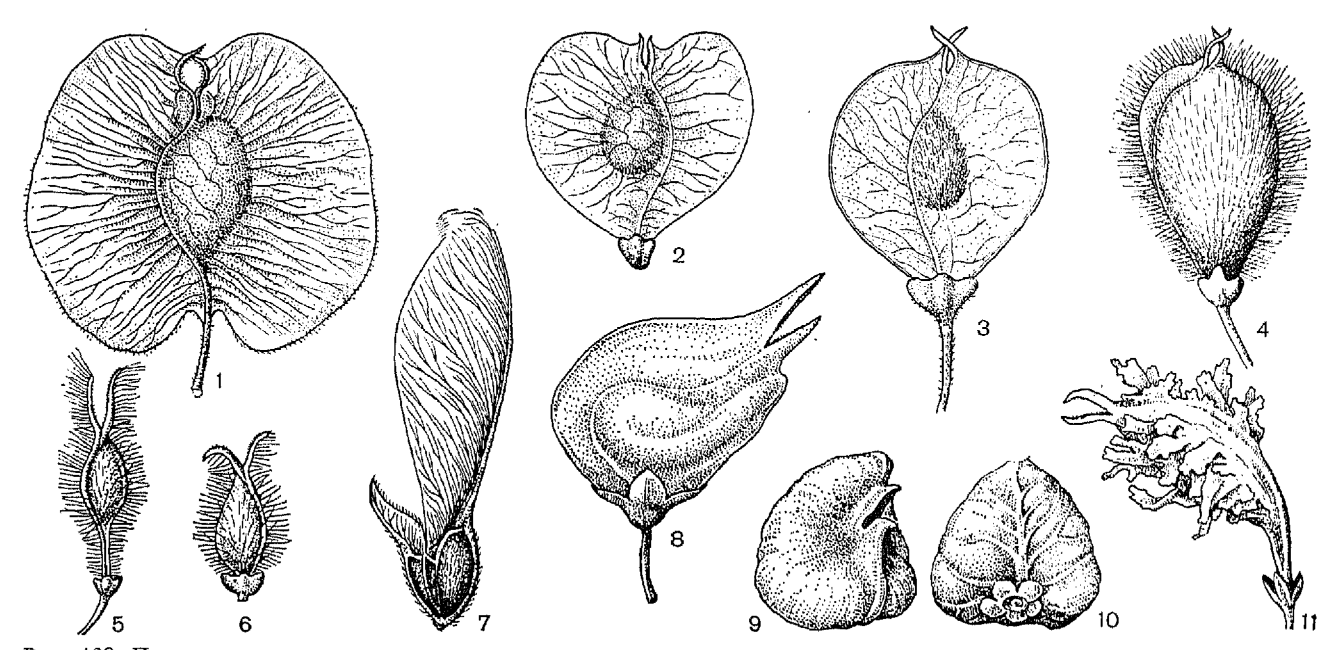


Рис. 128. Плоды ильмовых:

1 — голоптелея цельнолистная (Holoptelea integrifolia); *2* — ильм мелколистный (Ulmus pumila); *3* — ильм Валлиха (U. wallichiana); *4* — ильм Томаса (U. thomasii); *5* — ильм мексиканский (U. mexicana); *6* — ильм мохнатый (U. villosa); *7* — филлостилон бразильский (Phyllostylon brasiliense); *8* — гемиптелея Давида (Hemiptelea davidii); *9* и *10* — дзельква граболистная (Zelkova carpinifolia); *11* — планера водная (Planera aquatica).

щиеся побеги прикрыты почечными чешуями. Цветки обоеполые или обоеполые и мужские, нити тычинок в почках прямые. В порядке крапивных только у ильмовых четко заметно, что их гинецей образован двумя сросшимися плодолистиками: в одном из них развивается семязачаток, другой редуцирован и остается стерильным. Верхние части плодолистиков не срастаются и несут на внутренней стороне рыльцевые поверхности. Столбика нет. Завязь одногнездная, сплюснутая.

Простота строения цветка ильмовых, как и всего порядка крапивных, является вторичной. Его упрощение шло за счет редукции, слияния и утраты отдельных органов (части тычинок, венчика, долей чашечки и плодолистиков). Об этом можно судить по сохранности у примитивных групп видов большого числа частей цветка, а также по остаткам сосудов проводящей системы уже несуществующих органов. Редукционные процессы в цветках начались, вероятно, очень давно. Во всяком случае, судя по ископаемым отпечаткам, цветки ильмовых, возраст которых определяют в 20—30 млн. лет, уже имели строение, аналогичное современному.

У всех родов ильмовых завязи сходны по строению, однако превращение их в плоды проходит крайне специфично у каждого рода, в результате чего и сами плоды резко различаются по форме и строению (рис. 128). Плоды наших ильмов и *голоптелей* (Holoptelea) — крылатые семянки, но у некоторых ильмов развиваются бескрылые плоды. Остальным родам ильмовых свойственны орехи: у *филлостилона бразильского* (Phyllostylon brasiliense) они оканчиваются двумя узкими неодинаковыми крыльями с ребрами по внешнему краю и с рыльцами по внутреннему; у *гемиптелеи Давида* (Hemiptelea davidii) орехи косые, однокрылые, вздутые, горбатые; орехи у видов *дзельквы* (Zelkova) не имеют крыльев, а у *планеры водной* (Planera aquatica) вместо крыльев развиты полумясистые гребневидные выросты. Плоды хорошо приспособлены к переносу ветром. Этому способствуют их крылья, крупные воздухоносные полости в межклетниках околоплодника, небольшая масса и уплощенная форма плода, нередко окаймленного ресничками, или увеличенная полость гнезда семени. Зоохория не имеет здесь большого значения, хотя животные охотно поедают плоды ильмовых.

В умеренном климате, с резкой сменой времен года, ильмовые — обычно листопадные летнезеленые растения, в субтропической и особенно тропической зоне среди них появляются полулистопадные, реже вечнозеленые формы. Тропические полулистопадные голоптелея и филлостилон обычно сбрасывают листья перед цветением, но продолжительность пребывания в безлистном состоянии у них резко колеблется по годам и бывает связана с условиями жизни и с возрастом дерева. На Кубе в отдельные

Рис. 129. Дзельква граболистная (Zelkova carpinifolia):
1 — цветок; 2 — цветоносные побеги; 3 — лист (нижняя сторона); 4 — вегетативный побег.

Рис. 130. Гемиптелея Давида (Hemiptelea davidii):
1 — ветвь с колючками и цветоносными побегами; 2 — вегетативный побег; 3 — цветок.

годы молодые растения филлостилона сохраняют бо́льшую часть листвы круглый год, а в засушливые годы взрослые деревья стоят без листьев около 3 месяцев. Дзельква и гемиптелея — листопадные растения, а род ильм представлен всем разнообразием форм, и с севера на юг к его листопадным видам прибавляются полулистопадные, а в тропиках также вечнозеленые.

Если проследить сезонное развитие видов ильма от умеренной до тропической зоны, можно подметить очень любопытные закономерности не только в характере листопадности, но и в ритмике цветения. У ильмов умеренной зоны цветки сформированы в почках уже в начале лета, однако зацветают они лишь на следующий год и, таким образом, находятся в почках примерно 10 месяцев. Цветут ильмы ранней весной еще в безлистном состоянии. Южнее, в Средней Азии и Средиземноморье, ильмы зацветают в феврале и даже в январе, и период нахождения цветков в почках сокращается примерно до 7 месяцев. В субтропических районах Америки, Японии и Китая есть полулистопадные ильмы, цветущие осенью того же года. Их цветки находятся в почках лишь 3—4 месяца, соцветия появляются осенью, когда многие листья еще не опа́ли. Часть соцветий появляется в пазухах этих листьев, что создает впечатление олиственности цветоносных побегов. Наконец еще южнее, в тропиках Юго-Восточной Азии вечнозеленый *ильм ланцетолистный* (Ulmus lanceifolia) цветет в начале лета, по-видимому, сразу же после окончания формирования цветков; время нахождения в почках его цветков сведено до минимума.

Соцветия ильмов, голоптелеи, филлостилона и планеры безлистны и формируются в специализированных почках, как правило, не несущих зачатков настоящих листьев. Напротив, цветоносные побеги видов дзельквы (рис. 129) и гемиптелеи (рис. 130) не имеют строгой специализации. Их цветки формируются вместе с листьями в одних и тех же почках, зацветают весной — в начале лета, сразу же после развертывания листьев; плоды созревают лишь в конце лета или осенью. У ильмов же, как и у планеры, формирование плодов длится около месяца и уже в конце весны — начале лета плоды созревают и опадают.

Семена ильмов имеют плоский, прямой зародыш, защищенный трехслойной семенной кожурой (четвертый внутренний однорядный слой образован клетками эндосперма) и четырехслойным пленчатым околоплодником. На влажном субстрате семена прорастают через несколько суток без периода покоя. Развившиеся всходы резко отличаются от побегов взрослых растений. Это явление, известное у многих растений, получило название гетеробластного развития. У ильмов оно заключается в том, что обычные побеги их имеют билатерально-симметричное строение: пластинки листьев асимметричны, прилистники неодинаковы по

форме и размеру, листорасположение двурядно-очередное. На побегах никогда не формируется верхушечная почка, и после остановки роста побега его верхняя часть отмирает. В отличие от этого у всходов ильмов главный побег радиально-симметричный: пластинки его листьев более или менее симметричны, прилистники одинаковы, листья расположены на побеге накрест супротивно. На вершине такого побега формируется терминальная почка. Правда, специальных почечных чешуй при этом не возникает, и защиту верхушечного конуса нарастания принимают на себя прилистники верхних листьев, как это свойственно многим тропическим растениям, не образующим почечных чешуй. Эти прилистники-чешуи сохраняются на побеге до следующей весны, т. е. живут гораздо дольше, чем листья, в то время как обычные прилистники у ильмов опадают значительно раньше листьев — в начале лета.

Своеобразие главного побега всхода еще и в том, что он развивается по моноподиальному типу и формируется верхушечной (по положению) меристемой. Все последующие побеги, в том числе и продолжающие главную ось растения (ствол), возникают за счет деятельности пазушной (боковой) меристемы; верхушечная меристема у ильмов обычно вскоре после образования терминальной почки всхода отмирает. Побег, образовавшийся из верхней боковой почки, растет наиболее быстро и, перевершинивая материнский побег, становится осевым. Это из года в год повторяющееся перевершинивание — характерная особенность роста ствола и ветвей ильмовых, позволяющая относить их к типичным симподиальным растениям.

Побеги некоторых ильмов привлекают внимание своеобразными пробковыми наростами, особенно характерными у молодых растений, растущих на сухих, хорошо освещенных местах. Выросты совсем другого типа возникают иногда на стволах старых деревьев вяза мелколистного в ксерофитных формациях Восточного Казахстана. Это капы — огромные наплывы уплотненной, необычайно крепкой древесины. Интересное видоизменение укороченных побегов, превращенных в настоящие колючки, характерно для гемиптелеи (рис. 130) — единственного колючего деревца среди ильмовых.

Листья ильмов даже на одном побеге могут резко различаться размером и очертаниями. Это позволяет им наиболее выгодно располагаться по отношению к свету — в одной плоскости — в виде сплошного мозаичного покрова (листовая мозаика). Жилкование листьев ильмовых типичное перистое, краебежное, с мощной средней жилкой и короткими боковыми, обычно оканчивающимися в зубцах листа. Поверхность листьев нередко опушена мягкими или грубыми волосками, а у некоторых видов ильмов листья снизу покрыты мельчайшими железистыми волосками: точечными (у наших берестов) или палочковидными (у гималайского *ильма мохнатого* — U. villosa). Цвет этих волосков-железок меняется по мере старения листа: от бесцветных у молодых развивающихся листьев, оранжевых в начале лета, красных летом до почти черных осенью.

Корневая система у ильмовых мощная, с отдельными вглубь идущими корнями и массой поверхностных. У крупных деревьев иногда возникают досковидные корни, выполняющие опорную функцию и столь характерные для деревьев тропических дождевых лесов. Эти корни достигают в высоту 1,5 м в месте отхождения от стволов у тропических голоптелей. У ильмов умеренной зоны (*вяза гладкого* — U. laevis, *ильма долинного* — U. japonica) их высота обычно 30—50 см, но тип их строения такой же, как у тропических деревьев. Впрочем, по данным И. В. Грушвицкого (1955), отдельные деревья ильма долинного на юге Приморского края имеют полутора- и даже двухметровые досковидные корни.

Представители всех исследованных родов ильмовых — микоризообразующие растения, особенно обильная микориза бывает на корнях береста, которые нередко покрываются своеобразными микоризными чехлами.

Корневая система имеет большое значение в вегетативном размножении ильмовых благодаря образованию корневых отпрысков. У гексаплоидной гемиптелеи Давида, образующей много бессемянных плодов, корнеотпрысковый тип возобновления нередко преобладает над семенным. Часто размножается корнеотпрысками и берест.

Сведения о продолжительности жизни ильмовых противоречивы, но достоверно известны ильмы и дзельквы, дожившие до 500 лет (возраст отдельных деревьев *дзельквы граболистной* — Zelkova carpinifolia — в Талыше определяют в 800—850 лет). Такие долгожители нередко достигают и максимальных для этих видов размеров: в высоту до 35—40 м и в диаметре 3—4 м. Ильмы-великаны сохранились также в приречных лесах Дальнего Востока (ильм долинный), в тропических лесах Мексики (*ильм мексиканский* — Ulmus mexicana) и Юго-Восточной Азии (ильм ланцетолистный); больших размеров достигает *голоптелея цельнолистная* (Holoptelea integrifolia) в тропических лесах Индии. Представители других родов ильмовых — небольшие деревья, высотой 4—18 м.

Современный ареал подсемейства ильмовых охватывает огромную территорию, в пределах которой большинство родов имеет разорван-

ное (дизъюнктивное) распространение, и появление этих дизъюнкций обычно связывают с третичным или верхнемеловым временем.

Палеоботанические данные указывают, что в миоцене в умеренных и теплоумеренных флорах третичной Бореальной области, соответствующей территориям современных Евразии и Северной Америки, ильмовые были широко распространены и представлены большим разнообразием форм (роды ильм, дзельква, планера). Разрывы современных ареалов тропических родов голоптелеи (Западная Индия — экваториальная Африка) и филлостилона (Бразилия — Карибская флористическая область) подтверждают древность и этих родов и позволяют предполагать более широкое распространение их в прошлом. Даже монотипный род гемиптелея, современный ареал которого ограничен небольшим районом в Восточной Азии, в миоцене — плиоцене был распространен в Средней и Южной Европе.

Планера водная — единственный современный представитель рода планера — реликтовое растение, изредка встречающееся во Флориде и прилегающих районах юго-востока Северной Америки. Она произрастает в древних лесах с господством болотного кипариса (Taxodium distichum), почва в которых бо́льшую часть года покрыта водой.

Явно реликтовым является современный ареал дзельквы (Япония — районы Южного и Центрального Китая — Закавказье — районы Передней Азии — остров Крит).

Среди ильмовых только род ильм имеет неразорванный (сплошной) обширный ареал, но в пределах его есть любопытные дизъюнкции в распространении близких видов одной секции. Так, наш европейский *вяз гладкий* (Ulmus laevis) трансатлантической дизъюнкцией отделен от близкородственного *вяза американского* (U. americana). Морфологически эти виды почти неотличимы, но имеют разную степень плоидности: европейский — диплоид ($2n = 28$), американский — тетраплоид ($2n = 56$). Аналогична дизъюнкция и между диплоидными видами: европейским *ильмом горным* (U. glabra) и американским *ильмом красным* (U. rubra).

В нашей стране представители рода ильм известны под названиями ильмы, вязы, бересты, карагачи. Их узнают обычно по двоякозубчатым неравнобоким в основании листьям и плодам-крылаткам, появляющимся в начале лета.

В широколиственных лесах Европейской части СССР наиболее обычны вяз гладкий и ильм горный — крупные деревья, достигающие в высоту 25—27 м. Оба вида имеют большой широтный диапазон распространения, особенно велик он у вяза гладкого. Простираясь от берегов Онежского озера до пустынь Прикаспия,

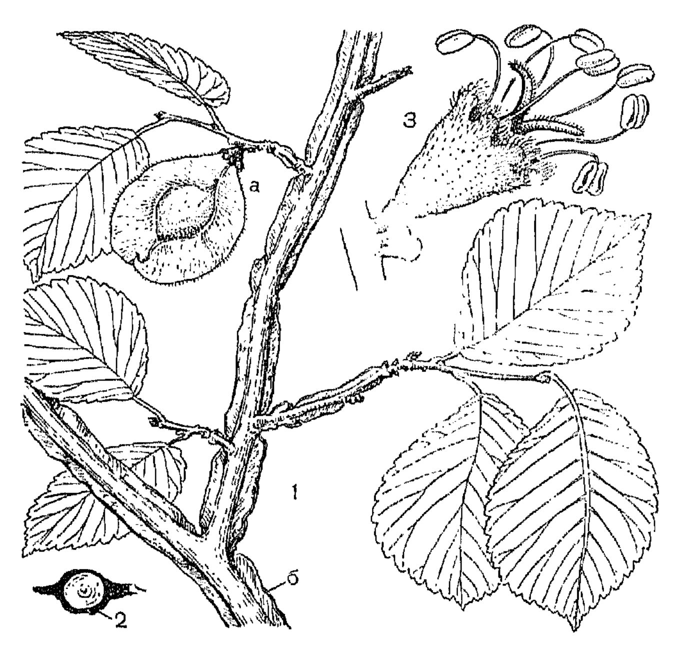


Рис. 131. Ильм крупноплодный (Ulmus macrocarpa): *1* — ветвь с плодом (*а*) и пробковым наростом (*б*); *2* — поперечный срез ветви (пробковый нарост затушеван); *3* — цветок.

его ареал охватывает зону полупустынь, степей, лесостепей, широколиственных лесов и темнохвойной тайги.

В лесостепной зоне более обычен *берест* (U. campestris) — сравнительно небольшое опушечное дерево, нередко привлекающее внимание пробковыми наростами на ветвях.

По долинам рек Дальнего Востока в широколиственных и кедрово-широколиственных лесах нередки огромные белокорые ильмы долинные, здесь же растут небольшие деревья *ильма лопастного* (U. laciniata), более обычного в горных лесах Приморья. На Дальнем Востоке и в Забайкалье распространены также *ильм крупноплодный* (U. macrocarpa, рис. 131) и вяз мелколистный — пионерные породы открытых местообитаний, иногда образующие ксерофитные редколесья.

Ильм крупноплодный — небольшое деревце, на скалах и осыпях нередко развивающийся как кустарниковидное растение, обильно плодоносящее даже при высоте 50—70 см. Его крылатки наиболее крупные (диаметром до 3—4 см), пробковые наросты на молодых побегах растут в одной плоскости, отчего побеги также выглядят крылатыми.

Огромное значение в озеленении и защитных насаждениях в аридных странах почти всех континентов имеет *вяз мелколистный* (U. pumila). Естественный ареал его простирается от гор Западного Тянь-Шаня через пустыни Монголии и Китая до Забайкалья и Дальнего

Востока. В пустынях Гоби он нередко оказывается единственной древесной породой. Здесь это низкорослое дерево (высотой 2—6 м) с небольшой кроной и мощным стволом, диаметром до 1—1,5 м. В Восточном Казахстане, в бассейне реки Или, столетние вязы имеют высоту 8—12 м, такой же высоты они достигают в поймах рек Дальнего Востока и Забайкалья, но в культуре, особенно вдоль арыков в Средней Азии, они могут превышать в высоту 25 м и развивать мощную раскидистую крону.

С начала разведения этого вида за пределами естественного ареала не прошло еще и ста лет, но сейчас уже его «культурный» ареал опоясывает все северное полушарие, захватывая и отдельные участки южного (районы Австралии и Аргентины). В районе Великих равнин (Северная Америка) вяз мелколистный ведет себя как абориген и включен в местные флоры. В нашей стране он — излюбленная порода в озеленении южных городов и поселков на всем протяжении от восточных до западных границ.

Представители рода *ильм* существуют на Земле десятки миллионов лет и, судя по ископаемым находкам, не изменились сколько-нибудь существенно за этот период времени, несмотря на неоднократную и подчас резкую смену условий жизни. Это говорит об огромном приспособительном (адаптивном) потенциале, который виден и в настоящее время по широте экологии и современному распространению рода. Являясь характерными компонентами широколиственных лесов, ильмы растут также в пустынях и за полярным кругом, вдоль пересыхающих рек (уэдов) в Северной Африке и близ экватора, на Суматре и Сулавеси, в тропических лесах Юньнани, в горах Мексики и в Гималаях.

Ильмы — неприхотливые растения, переносящие недостаток влаги и избыточное проточное увлажнение, они способны расти на засоленных почвах, каменистых россыпях и скалах, на приречных песках и галечниках, мириться с недостатком тепла на севере и избытком его в жарких пустынях, с колебанием уровня воды рек и озер, по берегам которых эти деревья встречаются наиболее часто. И именно участки с крайне изменчивыми факторами среды, в той или иной степени неблагоприятные для развития леса и роста деревьев вообще, наиболее обычны для ценозов с преобладанием ильмов.

В равнинных широколиственных лесах, оптимальных для развития большинства наших ильмов, они встречаются лишь в небольшой примеси к основным породам, прочно занимая место пород-ассектаторов (дополнительных). Даже в поймах крупных рек, где ильмы нередко формируют участки чистых насаждений, их произрастание обычно связано с узкой полосой, отличающейся наиболее изменчивым водным режимом, на стыке пойменных дубрав и зарослей ив или ольхи. В сухие годы эта полоса неблагоприятна для развития ив, во влажные — для дуба.

Ильмовые издавна используют для различных целей. Слизистые выделения луба ильмовых обладают бактерицидными свойствами, их, как и семена, применяют в народной медицине. Из семян ильмов получают также ценное техническое масло. Недозрелые плоды вяза мелколистного в Китае употребляют в пищу как салат.

В ряде горных районов Азии и Закавказья ветви ильмов и дзельквы заготовляют на корм скоту. В ландшафтах этих горных стран и особенно в Гималаях не редкость изуродованные деревья ильмов, ветви которых обрублены почти до вершины ствола.

Большую хозяйственную ценность имеет древесина ильмовых. Уже в ископаемых поселениях человека в Европе были найдены дома, построенные из ильмов. В прошлом веке древесину ильмов и дзельквы широко использовали как строительный материал, особенно для построек в воде: на сваи, в кораблестроении и пр. Идет она также на производство мебели и фанеры.

В настоящее время, когда запасы древесины ильмовых в естественных насаждениях значительно убавились, наибольшую пользу ильмы приносят как породы-озеленители и неизменные компоненты защитных насаждений. Быстрота роста ильмов, их декоративность, нетребовательность к почвенному питанию, способность выдерживать недостаток влаги и сильные ветры, значительные колебания температуры и задымленность воздуха с давних пор сделали их излюбленными деревьями в озеленении городов в странах северного полушария.

Ильмы на улицах, в садах и парках культивируются по всей Евразии (вяз мелколистный, вяз гладкий, ильм горный, ильм долинный, берест), в Африке (вяз мелколистный, ильм седоватый), в Северной Америке (вяз американский, вяз мелколистный, ильм Томаса, ильм красный). Помимо обычных видов, в озеленении используют также ряд своеобразных декоративных форм, закрепленных в культуре. Это плакучие и пирамидальные ильмы, а также знаменитые густокронные карагачи — *вяз густой* (U. densa) и *вяз Андросова* (U. androssowii), украшающие улицы, сады и парки республик Средней Азии, отдельных районов Закавказья и Передней Азии. Их необычайно густая шаровидная или продолговатая крона почти не пропускает солнечных лучей и укрывает от солнца в любое время дня, что придает им исклю-

чительную ценность в районах жарких пустынь. Густокронные виды отличаются очень медленным ростом, и поэтому их, как правило, прививают на обычные деревца береста или вяза мелколистного.

За последние 60 лет среди ильмовых распространилось заболевание, называемое по месту его открытия голландской болезнью (см. с. 129, 130 второго тома «Жизни растений»). Ей подвержены все виды ильмов (устойчив лишь вяз мелколистный). Наиболее действенной мерой, препятствующей развитию болезни, является инъекция антибиотиков в ствол растения.

Подсемейство каркасовых — вечнозеленые, полулистопадные или листопадные деревья, реже вечнозеленые лазящие лианы, распространенные в тропиках и субтропиках всех частей света. Из 9 составляющих подсемейство родов (около 80 видов) только один монотипный род *птероцельтис* (Pteroceltis) не выходит за пределы теплоумеренной зоны, остальные 8 родов включают преимущественно тропические растения, и лишь отдельные их виды произрастают в районах умеренно теплого климата.

По большинству морфологических признаков и общему уровню развития каркасовые являются значительно более специализированной группой, чем ильмовые.

В подсемействе преобладают виды с однополыми цветками, хотя у некоторых обычен небольшой процент обоеполых цветков. В теплоумеренной зоне каркасовые представлены только однодомными растениями, в тропиках — и однодомными и двудомными, причем даже в пределах одного вида можно видеть разную степень дифференцировки деревьев по преобладанию женских или мужских цветков. *Хетакма остистая* (Chaetacme aristata), например, в тропиках Восточной Африки почти всегда имеет двудомные цветки, а в Южной Африке чаще развивается как однодомное растение. Все переходы от однодомности к двудомности отмечены у *тремы восточной* (Trema orientalis), *тремы Ламарка* (T. lamarckiana), *каркаса Дюрана* (Celtis durandii) и др.

Мужские цветки каркасовых собраны в многоцветковые соцветия в пазухах чешуевидных листьев, женские расположены выше по побегу в пазухах зеленых листьев, по 1—3, или в сложных многоцветковых соцветиях.

В отличие от подсемейства ильмовых, характеризующихся сухими плодами, все каркасовые имеют один тип плода — костянку (табл. 36), но строение ее, размеры и форма разнообразны (рис. 132).

Семена каркасовых обычно округлые, зародыш поперек согнут, поперек сложен или свернут в спираль; в зрелых семенах эндосперм сохраняется, он окружает зародыш и заполняет

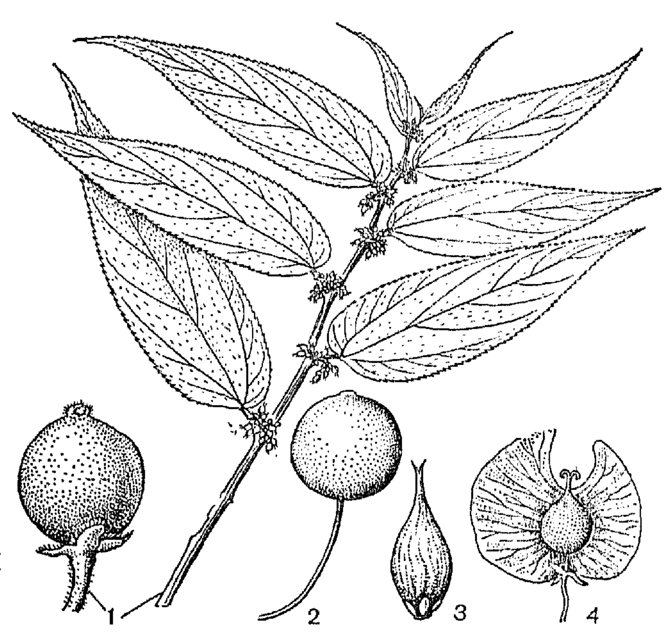


Рис. 132. Плоды каркасовых:

1 — трема мелкоцветковая (Trema micrantha), плод и ветвь с плодами; *2* — каркас кавказский (Celtis caucasica); *3* — афананта длинноостроконечная (Aphananthe cuspidata); *4* — птероцельтис Татаринова (Pteroceltis tatarinovii).

углубления его складок; семенная кожура всегда однослойная, околоплодник 3—4-слойный.

Основное хромосомное число у каркасовых такое же, как у коноплевых ($x=10$). Характерна полиплоидия, причем отдельные виды достигают очень высокой степени плоидности (*трема амбоинская* — Trema amboinensis — 16-плоид!).

Листья у большинства каркасовых имеют 3 четко выраженные базальные жилки, что приближает их жилкование к пальчатому типу. У большинства каркасов Южной Америки на нижней стороне листовой пластинки в результате разрастания оснований этих жилок (вероятно, под воздействием поселяющихся в них клещиков) развиваются специфические структуры, похожие на вздутые кармашки. Наконец, листьям каркасовых свойственны округлые цистолиты и многообразный характер опушения (у вест-индской тремы Ламарка на одном листе развивается до 4 типов волосков, включая и железистые).

Основными родами подсемейства каркасовых являются 2 пантропических рода: *каркас* (Celtis, табл. 36) и *трема* (Trema), включающие более 85% всех видов. Каркас — не только самый крупный (более 50 видов), наиболее полиморфный, но и наиболее широко распространенный род. Его ареал опоясывает земной шар огромной полосой, северная граница которой колеблется около 40° северной широты,

проходя по Японии, континентальной Азии, Кавказу, Южной Европе и Северной Америке; южная идет примерно по 35° южной широты через Новую Каледонию, Восточную Австралию, Капскую область Африки и Южную Аргентину. Несмотря на большую полиморфность, каркасы сохраняют в пределах всего ареала единый тип строения цветков, плодов и листьев. Виды каркаса или диплоидные (число хромосом в соматических клетках $2n=20$), или тетраплоидные ($2n=40$) растения. К последним относятся все виды СССР, распространенные также в Средиземноморье: *каркас кавказский* (C. caucasica), *каркас голый* (C. glabrata), *каркас южный* (C. australis), *каркас Турнефора* (C. tournefortii). Это листопадные, летнезеленые деревья с гладкой светло-серой корой и раскидистой кроной, достигающие в высоту иногда 30 м, со стволом диаметром до 3 м, или растущие небольшими деревцами и приобретающие кустарниковидную форму в неблагоприятных условиях среды (каркас голый и каркас Турнефора).

Виды каркаса занимают различные экологические ниши и растут в разнообразных сообществах. Каркас кавказский и каркас Турнефора чаще распространены в сухих лесах и аридных редколесьях, на низменностях и в горах, нередко поднимаясь до высоты 2500—2800 м над уровнем моря, обычно в местах, удаленных от моря. Напротив, каркас южный и каркас голый растут преимущественно в приморских районах. Все эти виды обитают на открытых каменистых склонах и в ущельях, среди скал, на осыпях, по каменистым берегам небольших рек или по склонам к морю.

Богато представлены и разнообразны каркасы тропических стран, где наряду с листопадными и полулистопадными обычны и вечнозеленые растения, причем у многих из них почечные чешуи не развиваются и зачатки формирующегося побега прикрыты лишь прилистниками кроющего листа.

Очень своеобразны каркасы Австралии и особенно Новой Каледонии, отличающиеся цельнокрайними толстыми суккулентными листьями. У *каркаса скученного* (C. conferta), произрастающего в прибрежной зоне и нередкого среди мангровых зарослей, листья собраны на верхушке побега и иногда супротивны. В тропиках Азии, Африки и Южной Америки каркасы входят в сообщества вечнозеленых дождевых лесов низменностей (*каркас Уайта* — C. wightii, *каркас Мильдбреда* — C. mildbraedii), а также горных лесов (каркас Дюрана и др.). Растут тропические каркасы и в сухих вечнозеленых лесах, нередко образуя листопадные редколесья (*каркас африканский* — C. africana, *каркас цельнолистный* — C. integrifolia).

В нарушенных рубкой лесах тропиков Нового Света интенсивно развиваются вечнозеленые лазящие лианы: *каркас игуановый* (C. iguanaea), *каркас колючий* (C. spinosa), *каркас боливийский* (C. boliviensis). В первые годы жизни эти каркасы растут как прямостоячие деревца или кустарники (высотой 1,5—5 м), позднее их верхние ветви интенсивно удлиняются и, цепляясь загнутыми колючками за близ стоящие деревья и кустарники, используют их как опору. Растение таким образом превращается в лазящую лиану и сохраняет этот облик до конца жизни.

В теплоумеренном климате каркасы цветут весной, почти одновременно с распусканием листьев. Их мужские цветки раскрываются на несколько дней раньше обоеполых и женских. Цветки опыляются ветром, и, хотя их посещают насекомые, энтомофилия не имеет большого значения, так как пыльца лишена характерных признаков зерен энтомофильных растений и в момент выпрямления тычиночной нити мгновенно высыпается в окружающее пространство.

Плоды созревают осенью, к этому времени внутренняя часть околоплодника (косточка) становится очень твердой, а мучнистый наружный слой приобретает окраску от ярко-желтой (каркас голый) до почти черной (каркас южный). Костянки каркасов охотно поедаются птицами и ими же распространяются.

Семена каркасов прорастают обычно весной следующего года, всходы, как и у ильмовых, развиваются по гетеробластному типу и в первый же год переходят к симподиальному ветвлению.

Растут каркасы сравнительно медленно и долго живут (до 200, а по отдельным сведениям — до 600 лет). Однако в настоящее время старых крупных деревьев каркаса немного. Высокая ценность его древесины и произрастание главным образом в малолесных районах влекут за собой регулярные рубки молодых деревьев. После рубок деревья сравнительно быстро восстанавливаются благодаря интенсивному порослевому (от пня) возобновлению.

Каркас нередко называют также каменным деревом за его твердую, крепкую, тяжелую (плотность 0,78) древесину. Несмотря на ряд ценных свойств, она все же не имеет большого промышленного значения и идет в настоящее время в основном на мелкие поделки и декоративные изделия. В аридных странах каркасы издавна разводят, любят эти деревья и у нас в Средней Азии, на Кавказе и в Крыму, где часто используют в озеленении поселков и городов, а также в защитных насаждениях.

Наиболее близок к каркасам род птероцельтис, распространенный в Центральном Китае. Единственный вид его был описан русским бота-

ником К. И. Максимовичем и назван в честь коллектора этого растения — *птероцельтис Татаринова* (Pteroceltis tatarinovii). Очень своеобразные крылатые плоды птероцельтиса нередко рассматривают как переходное звено между бескрылыми плодами каркасовых и крылатками ильмовых, что дает основание сближать и сами таксоны, однако сходство плодов только внешнее — это пример конвергентного развития. Плод птероцельтиса — настоящая шаровидная костянка с очень толстым, крепким эндокарпием, выросты которого образуют деревянистые крылья, утончающиеся к краю. Вверху крылья широко расставлены, между ними и изолированно от них, в отличие от ильмовых, расположен столбик с двумя рыльцами (рис. 132). Птероцельтис и по другим признакам типичный представитель подсемейства каркасовых: у него однополые цветки, костянки с 4-слойным околоплодником, однослойная семенная кожура, складчато-сложенный зародыш, 3 жилки в основании листа, основное хромосомное число x равно 20. Растет птероцельтис обычно вдоль рек и по скалистым местам на сравнительно небольших высотах (до 1200 м над уровнем моря). Чаще всего это деревья высотой 12—17 м, с раскидистой кроной и короткими толстыми стволами диаметром до 1,5 м.

Очень интересный и, по-видимому, монотипный род *хетакма* (Chaetacme) распространен на Мадагаскаре и в экваториальной и Южной Африке. Хетакма остистая развивается как небольшое деревце или кустарник высотой 3—7 м, она имеет блестящие кожистые листья, иногда оканчивающиеся тонким заострением — колючкой, однополые цветки и мелкие плоды с твердой косточкой. Вид этот очень полиморфен и включает растения с однодомными и двудомными цветками, представлен сильно опушенными и голыми формами, колючими и без колючек, листья у него зубчатые, колючезубчатые или цельнокрайние. Хетакма остистая произрастает в зоне, переходной от леса к саванне, встречается в листопадных, полулистопадных лесных и кустарниковых формациях, в склерофильных галерейных лесах, где иногда вместе с другими растениями образует непроходимые колючие заросли, столь характерные для этих стран.

В тропических странах широко известен род трема, представленный преимущественно вечнозелеными деревцами, иногда кустарниковидными растениями, высотой 2—16 м, распространенными на всех континентах и многих островах от низменностей до 2500 м над уровнем моря. У них негустая распластанная крона, разветвленные пазушные соцветия, несущие многочисленные мелкие, обычно однополые цветки. Плоды — небольшие мясистые костянки, ярко-желто-оранжевые у тремы Ламарка и темные у тремы восточной и тремы мелкоцветковой.

Виды рода трема трудно разграничиваются, и среди систематиков до сих пор имеются разногласия относительно их объема и числа. По-видимому, в роде не более 20 видов, все они близки и образуют полиплоидный ряд с числом хромосом в соматических клетках от 20 до 160.

Тремы — быстро растущие неприхотливые растения, обитающие на опушках вечнозеленых и полулистопадных лесов равнин и горных склонов, обычны вдоль дорог и на вырубках. Виды тремы — обычные компоненты вторичных растительных формаций тропиков, в частности, характерные представители своеобразных вторичных формаций с древовидными папоротниками, развивающихся после пожаров и рубок на месте дождевых горных тропических лесов. На Кубе это сообщество *тремы мелкоцветковой* (Trema micrantha) и папоротника циатеи древовидной (Cyathea arborea), со сплошным покровом из папоротника орляка хвостатого (Pteridium caudatum). Аналогичные растительные формации характерны и для тропиков Старого Света. На Яве, например, имеются сообщества тремы восточной и циатеи грязноватой (Cyathea contaminans), в подлеске — посконник инулолистный (Eupatorium inulifolium).

Трема пока единственный род в порядке крапивных, у которого обнаружен симбиоз с азотфиксирующими бактериями. На корнях тремы восточной недавно были найдены клубеньковые бактерии из группы Rhizobium, что дает основание относить ее к почвоулучшающим растениям. Возможно, отчасти благодаря этому свойству трему охотно используют на плантациях кофейного дерева и какао для создания негустого полога, под которым и высаживают эти культуры.

Очень близок к роду трема и трудно отличим от него небольшой род *параспония* (Parasponia), распространенный на островах Океании. Представители обоих родов — типичные пионерные растения, отмечены как первые поселенцы лавовых потоков (остров Бали).

Род *афананта* (Aphananthe) имеет разорванный ареал, охватывающий отдаленные друг от друга районы тропической и теплоумеренной Азии, включая Малезию, районы Соломоновых островов, Восточной Австралии, Мадагаскара и Мексики. Эти огромные дизъюнкции говорят о более широком распространении афананты в прошлом.

В тропиках Южной Азии, Индонезии и Океании (в основном на тропических островах) распространен род *жироньера* (Gironniera), представленный огромными вечнозелеными деревьями дождевых тропических лесов (*жироньера каркасолистная* — G. celtidifolia), или

небольшими, высотой до 16 м, деревьями более сухих полулистопадных формаций тропиков (*жироньера полуравная* — G. subaequalis и др.).

СЕМЕЙСТВО ТУТОВЫЕ (MORACEAE)

Тутовые — одно из интереснейших семейств двудольных растений, поражающее разнообразием форм и высокой специализацией ряда органов. Эта большая, в основном пантропическая группа включает не менее 65 родов и более 1700 видов, среди которых немало полезных растений, с древнейших времен культивируемых человеком и широко используемых в наши дни. Семейство тутовых отличает необычайное богатство жизненных форм и их своеобразие. Непременные компоненты дождевого тропического леса, они нередко создают его облик и тогда представлены крупными вечнозелеными деревьями, со всеми признаками, характеризующими тропические деревья первого яруса: колоннообразные стволы, мощные досковидные корни, иногда наблюдается развитие воздушных столбовидных и ходульных корней, образование соцветий непосредственно на стволах (каулифлория) или крупных ветвях (рамифлория). Помимо вечнозеленых среди тутовых множество полулистопадных и листопадных деревьев, кустарников, травянистых многолетних и однолетних растений, лазящих лиан.

Своеобразные, нередко крайне специализированные соцветия тутовых сочетаются с необычайно просто устроенными (упрощенными) цветками (рис. 133). Цветки однополые, без венчика, чашечка 1—8-членная, число тычинок также колеблется, плодолистик один, с двумя или одним рыльцем, семязачаток один. Способы опыления у тутовых разнообразны: наряду с типичными ветроопыляемыми есть насекомоопыляемые цветки, иногда со строгой специализацией к определенным видам насекомых.

Тутовые очень трудно охарактеризовать в целом, поскольку это семейство не имеет ни одного специфического признака, по которому его можно было бы отличить от остальных семейств порядка крапивных. В частности, наличие млечного сока и млечников — признак, считавшийся ранее в пределах порядка характерным для тутовых,— встречается и у некоторых видов семейства крапивных.

Отсутствие четкой обособленности семейства, полиморфизм, огромное число видов создают значительные трудности для его классификации. Чаще всего в семействе тутовых выделяют 6 триб: собственно тутовые (Moreae), артокарповые (Artocarpeae), дорстениевые (Dorstenieae), бросимовые (Brosimeae), олмедиевые (Olmedieae) и фикусовые (Ficeae).

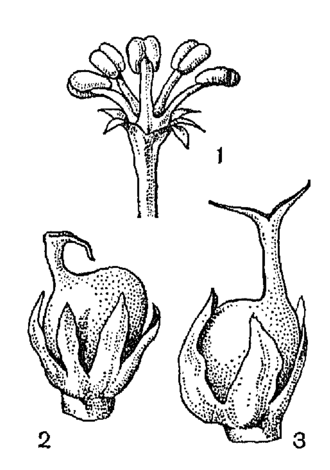


Рис. 133. Цветки смоковницы (Ficus carica):
1 — мужской цветок; *2* — галловый цветок (короткостолбиковый); *3* — женский цветок (длинностолбиковый).

Главенствующее положение в семействе тутовых занимает род *фикус* (Ficus, табл. 37) как по числу видов и распространенности их на Земле (примерно от 35° северной до 35° южной широты), так и по разнообразию признаков. Этот огромный род, включающий до 1000 видов, составляет отдельную, самую крупную и наиболее специализированную трибу фикусовых.

Род фикус — уникальное явление среди цветковых растений. Это, несомненно, очень древняя группа, необычно полно сохранившая до наших дней множественность линий развития, что проявляется в большом разнообразии типов строения органов, их формы, числа частей, характера развития, основных хромосомных чисел, состава химических веществ и пр. Варьирование признаков в роде фикус сильнее, чем в пределах остальных 5 триб семейства, и нередко превышает варьирование признаков у всех других крапивных, вместе взятых. Однако по крайней мере две специфические особенности объединяют все фикусы и отграничивают их от других групп порядка — это крайне своеобразно устроенные соцветия и необычайно сложные симбиотические отношения с насекомыми-опылителями.

Фикусы господствуют в дождевых тропических лесах и обладают характернейшими чертами тропических деревьев. Их вечнозеленая крона с жесткими блестящими или густоопушенными листьями венчает мощные колоннообразные стволы, в основании которых досковидные корни достигают в высоту иногда 2—3 м. В первые годы жизни многие фикусы могут развиваться как эпифиты, и тогда неизбежно образование воздушных корней. Среди фикусов есть также полулистопадные и листопадные деревья, нередки низкорослые и небольшие лазящие лианы (их особенно много на Новой Гвинее), цепляющиеся за опору воздушными корнями. Некоторые из них, например *фикус мелколистный* (F. pumila), часто культивируют в тропических странах для декорирования стен домов.

Многие особенности фикусов не без основания относят к разряду чудес в мире растений. Поразительны их соцветия — сиконии, имеющие вид крупной полой внутри ягоды округлой или грушевидной формы. Сиконии нередко ярко окраше-

ны, что придает им еще больше сходства с ягодой (табл. 37). Цветки фикусов расположены внутри сиконнев, и увидеть их можно, только разломав соцветие.

Как возникли сиконии, может подсказать путь специализации соцветий в семействе тутовых (рис. 134). Считают, что развитие шло от разветвленных обоеполых соцветий (*1*) по двум направлениям: к образованию однополых или к сохранению обоеполых (нижний ряд) соцветий. Редукция боковых осей привела к соцветиям типа сережек (*2*), а разрастание главной оси и слияние ее с придатками цветков — к початковидным (*3*, *9*), шаровидным (*4*), а затем и уплощенным — дисковидным и блюдцевидным (*5*, *10*) соцветиям. Предшествовать сикониям могли чашевидные соцветия, свойственные ныне роду Sparattosyce (*6*), от которых прямой путь к образованию сикониев (*7*, *11*, *12*).

Фикусы — каулифлорные растения, их соцветия возникают непосредственно на стволах (рис. 135, 136, табл. 37) и ветвях, а у некоторых видов, распространенных главным образом в Малезийской и Папуасской флористических областях и называемых земляными фикусами,— на геотропических побегах в почве. В нижней части стволов земляных фикусов развиваются тонкие безлистные побеги — столоны, растущие вниз. Достигнув земли, эти геотропические побеги проникают в поверхностные слои почвы и в ней образуют соцветия, в почве же формируются и их соплодия (геокарпия). Кто опыляет цветки подземных сикониев и какова роль партенокарпии в образовании плодов земляных фикусов (*фикуса длинноножкового* — F. lanypoda, *фикуса стебельчатого* — F. scaposa и др.), до сих пор окончательно не выяснено.

Чрезвычайно сложными, поражающими целесообразностью приспособлений, являются взаимоотношения фикусов с насекомыми-опылителями. У фикусов развиваются специальные цветки, а иногда и полностью соцветия, функционирующие как инкубаторы для личинок насекомого-опылителя. В свою очередь, целое семейство насекомых агаонид (Agaonidae) специализировалось на опылении только видов фикусов, и процесс, связанный с их опылением, вероятно, одна из самых интересных форм взаимосвязи, известных в настоящее время в системе растение — насекомое. Бо́льшая часть жизненного цикла ос агаонид проходит

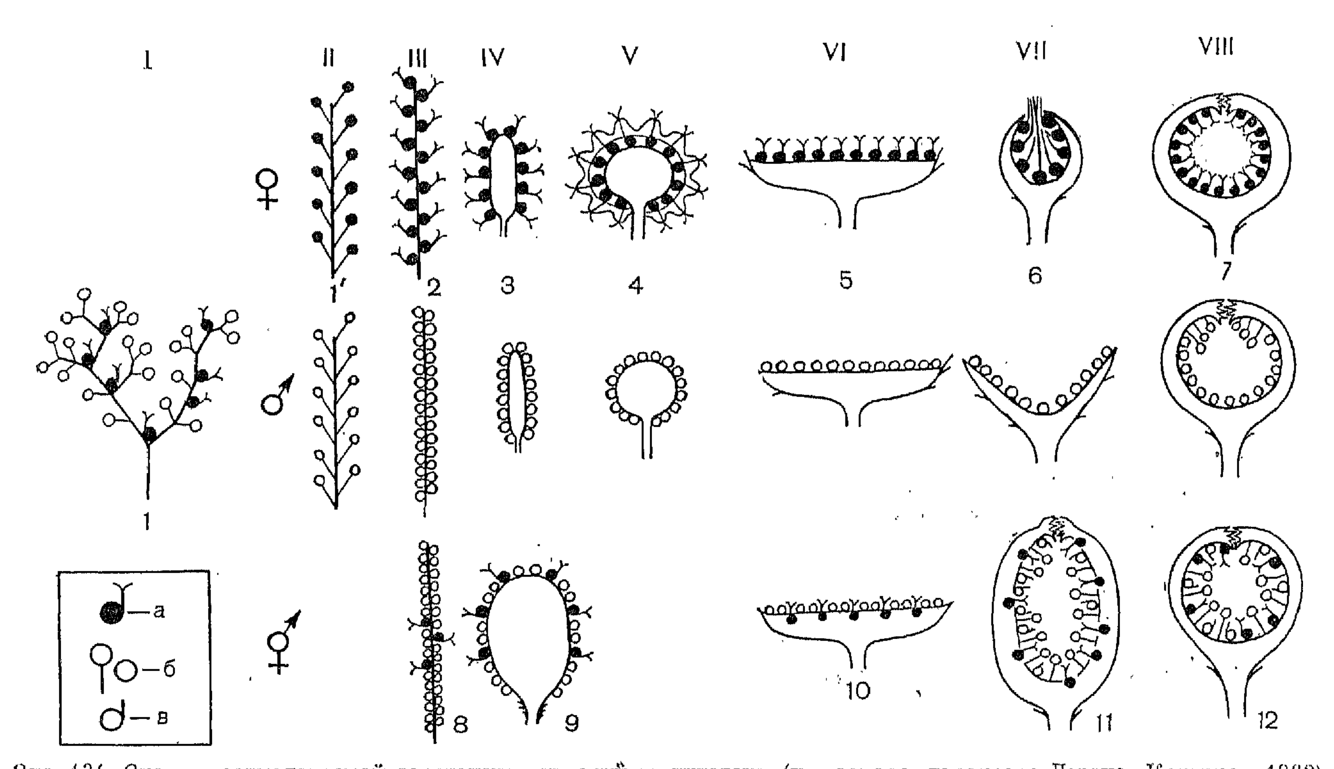


Рис. 134. Схема предполагаемой эволюции соцветий у тутовых (на основе диаграмм Джона Корнера, 1962). Триба тутовых: *1* — фатуа (Fatoua sp.); *1′*, *2*, *8* — виды рода стреблюс (Streblus sp.). Триба артокарповых: *3* — маклюра (Maclura sp.); *4* — артокарпус (Artocarpus sp.); *9* — трекюлия (Treculia sp.). Триба олмедиевых: *5* — антиаропсис (Antiaropsis sp.); *6* — спараттосице (Sparattosyce sp.). Триба дорстениевых: *10* — дорстения (Dorstenia sp.). Триба фикусовых: *7*, *11*, *12* — виды рода фикус (Ficus sp.). ⚥ — обоеполые соцветия; ♀ — женские соцветия; ♂ — мужские соцветия; I — VIII — направления специализации соцветий; *а* — женский цветок; *б* — мужской цветок; *в* — короткостолбиковый (галловый) цветок.

только в соцветиях фикусов, и, следовательно, они не могут развиваться без этих растений. В свою очередь, виды фикусов опыляются только агаонидами, и, таким образом, образование семян у них непосредственно зависит от жизнедеятельности этих насекомых.

Взаимоотношения между *смоковницей* (F. carica) и ее опылителем, небольшой (длиной 1—2 мм) осой бластофагой (Blastophaga psenes), являются наиболее ярким примером взаимной приспособленности растения и насекомого. Смоковница естественно распространена в Азии и в Средиземноморье (в нашей стране на Кавказе и в Средней Азии) и очень широко культивируется в других районах земного шара со сходными климатическими условиями. Невзрачные крохотные цветки смоковницы окаймляют внутреннюю полость грушевидного соцветия — сикония, имеющего наверху небольшое отверстие, прикрытое чешуйками. У смоковницы, как и у других фикусов, развиваются 3 типа цветков: мужские (тычиночные), женские короткостолбиковые, или галловые, и женские длинностолбиковые, дающие плоды (рис. 133). Длинностолбиковые цветки формируются в специальных соцветиях, в процессе развития превращающихся в крупные сочные соплодия, называемые инжиром, винной ягодой или фигой (табл. 37). Внутри этих соплодий находится огромное количество мелких (длиной несколько миллиметров) плодиков смоковницы. Мужские и галловые цветки формируются в других соцветиях. Эти сиконии меньше размером и всегда остаются твердыми, в них развивается пыльца и проходит личиночная стадия осы бластофаги.

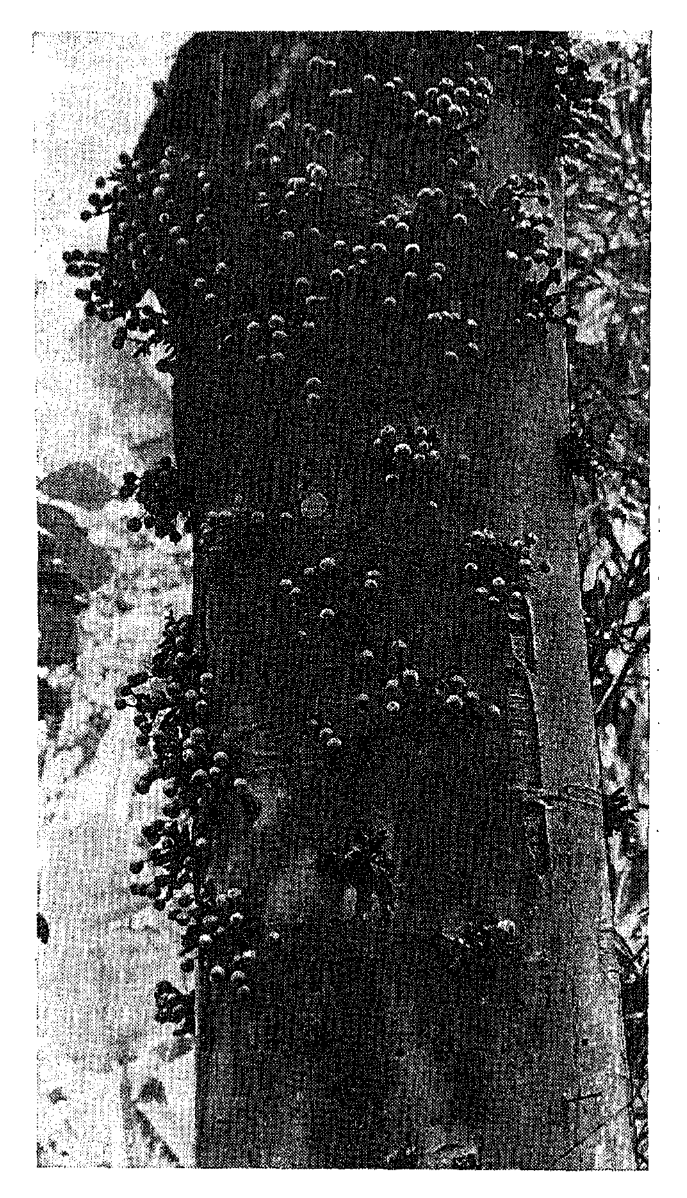


Рис. 135. Каулифлория у фикуса пестрого (Ficus variegata).

У диких растений смоковницы оба типа соцветий находятся на одном и том же дереве, у большинства же культурных смоковниц женские плодущие соцветия с длинностолбиковыми цветками формируются на деревьях, называемых фигами, а соцветия с мужскими и галловыми цветками на других деревьях — каприфигах. Соответственно, их соцветия и соплодия тоже называют фигами и каприфигами.

В течение вегетационного периода смоковницы цветут неоднократно, каприфиги обычно имеют 3 генерации соцветий: ранневесеннюю, летнюю и осеннюю. При этом осенние каприфиги, как правило, не содержат мужских цветков, и следовательно, функционируют только как инкубаторы для развития осы бластофаги. У фиг чаще появляется лишь 1—2 генерации соцветий (летняя и осенняя).

Разновременность появления соцветий и разнообразие цветков у смоковницы непосредственно связаны с развитием бластофаги, опыляющей цветки в процессе следующего жизненного цикла (рис. 137).

Ранней весной самка бластофаги (*I*) проникает через верхнее отверстие в молодой сиконий-каприфигу (*1*) и откладывает яйца в семязачатки галловых цветков. В начале лета в этом сиконии (*2*) из отложенных яиц развиваются взрослые бластофаги. Их мужские особи бескрылы и недолговечны, во взрослом состоянии они живут лишь несколько часов и, оплодотворив самку из этой же кладки, погибают. Следовательно, весь их жизненный цикл проходит внутри одного сикония. Оплодотворенные самки (*II*) выползают из сикония. На этом пути близ отверстия сикония они проползают «через строй» многочисленных пылящих тычи-

ток (*б*) и, осыпанные пыльцой, покидают сиконий. В поисках галловых цветков, в семязачатке которых они откладывают яйца, бластофаги проникают в сиконии-фиги (*3*) и опыляют длинностолбиковые цветки (*в*). Они пытаются при этом отложить яйца в семязачатки цветков, но безуспешно, поскольку длина яйцеклада насекомого значительно короче столбиков этих цветков. В конце концов самка либо погибает, либо находит летние (на рисунке не показаны) или осенние (*4*) каприфиги и в их галловых цветках откладывает яйца. Осенние каприфиги зимуют вместе с развивающимися в них бластофагами и лишь весной следующего года из перезимовавших каприфиг (*5*) выходит новая генерация бластофаг (*1*) и цикл развития повторяется.

Смоковница — одно из древнейших культурных растений. По данным археологов, она культивируется в Азии с палеолита, т. е. примерно 5000 лет. В Европе, судя по находкам из гробниц, ее культура не менее 2000-летней давности. Еще в Древней Греции были известны различные сорта смоковницы, а лучшие растения получали собственные имена. В IV в. до н. э. это отмечал Теофраст. То же было упомянуто в «Одиссее» (24-я песня), где Одиссей, обращаясь к отцу, говорит: «Сам ты, деревья даря, поименно мне каждое назвал...» (и среди поименно названных было 40 форм смоковниц). Древние греки знали также, что многие культурные сорта смоковниц сами по себе не дают плодов. Это объяснялось тем, что культивировали лишь женские экземпляры — фиги и поблизости не было каприфиг. В результате цветки оставались неопыленными и плоды не развивались (за исключением случаев партенокарпии). Если к культурным деревьям — фигам — подвешивали ветви диких смоковниц с развивающимися каприфигами, то бластофаги, пройдя в этих каприфигах личиночную стадию, успешно опыляли цветки, и деревья плодоносили.

Метод использования каприфиг для опыления культурных сортов смоковницы называют *капрификацией*. Его издавна применяли при разведении смоковниц; в настоящее же время культивируют в основном растения, дающие партенокарпические плоды,— для таких сортов метод капрификации излишен.

Опыление смоковниц лишь один из примеров сложных отношений в системе фикус — насекомое-опылитель. Другим не менее интересным примером является опыление африканского *сикомора* (F. sycomora), у которого в каждом сиконии находятся все 3 типа цветков (мужские, галловые и плодущие), но мужских цветков и пыльцы немного. В соответствии с этим генерация насекомых-опылителей, развивающихся внутри сикония, активно заготавливает пыльцу: самцы срезают пыльники, а самки при помощи специальных щеточек на ножках счищают пыльцу в специальный кармашек, расположенный на теле. Только после этого насекомые выходят наружу, прогрызая туннель в стенке сикония, так как его входное отверстие к этому времени полностью зарастает. Выйдя из сикония, самка проникает в молодые соцветия, в которых откладывает яйца и опыляет цветки. Пыльца из ее кармашка высыпается в тот момент, когда самка, отложив очередное яйцо, вытягивает яйцеклад. Отделение пыльцы небольшими порциями обеспечивает опыление множества цветков. Кармашки для пыльцы и щеточки для ее сбора имеют и другие опылители фикусов.

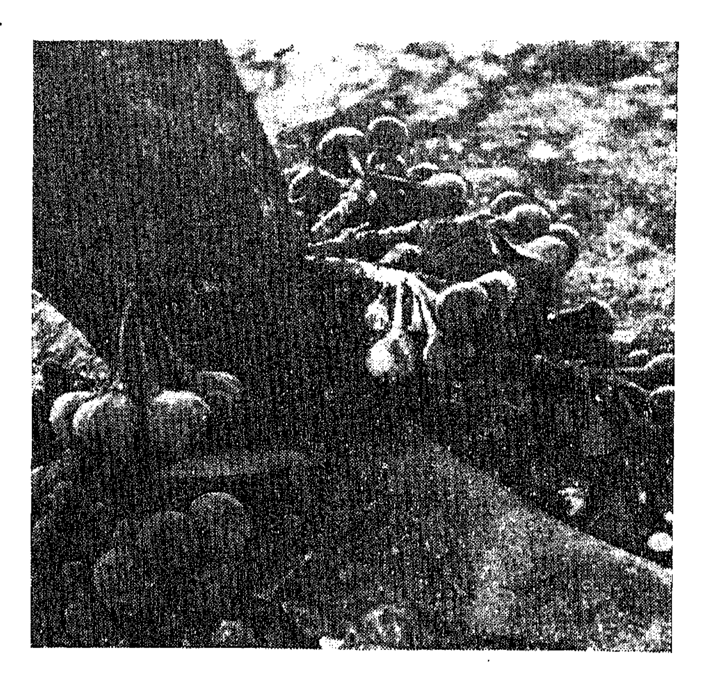


Рис. 136. Фикус Роксбурга (Ficus roxburghii).

Удивительные взаимные приспособления ос агаонид и видов фикусов — результат длительной *сопряженной эволюции*, и, поскольку бо́льшая часть жизненного цикла ос-опылителей проходит внутри сикониев, область приспособительных изменений у видов фикусов охватывает в основном строение и биологию развития сикониев и их цветков, именно с ними сопряжены многие видовые особенности строения и жизненных циклов ос-опылителей.

Характерно, что оса Sycophaga sycomori, которую считали основным опылителем сикомора и жизненный цикл которой близок к опылителю церагозолену арабскому (Ceratosolen arabicus), не имеет ни щеточек на ногах, ни кармашка для сбора пыльцы. Мужские особи

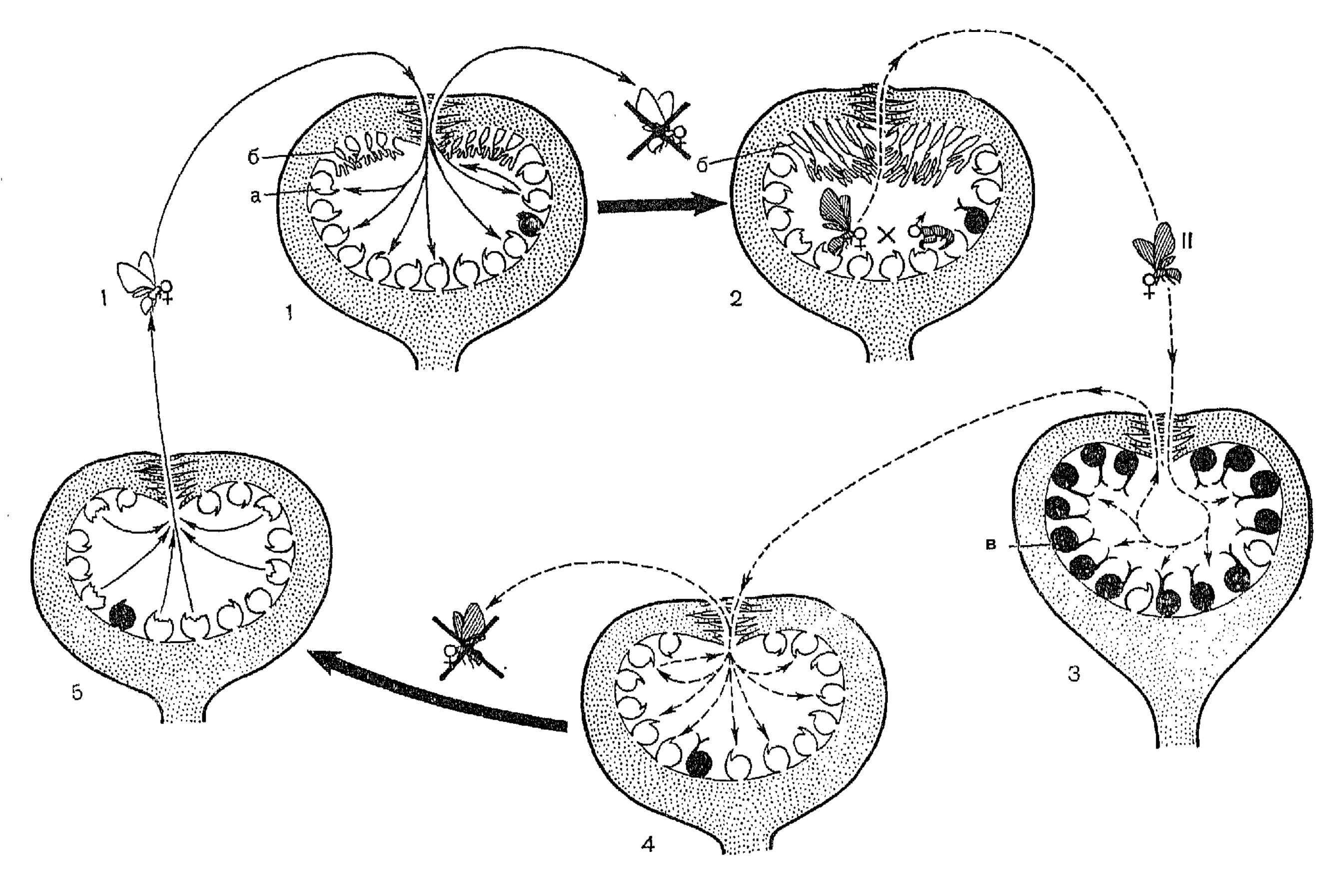


Рис. 137. Опыление смоковницы (Ficus carica) и жизненные циклы опылителя бластофаги (Blastophaga psenes): *1* — весенняя развивающаяся каприфига; *2* — она же в начале лета; *3* — сиконий-фига; *4* — осенняя каприфига; *5* — она же перезимовавшая; I — весенняя генерация; II — летняя генерация бластофаги; *а* — галловый цветок; *б* — мужской цветок; *в* — длинностолбиковый цветок.

этой осы тоже прорывают туннель в сиконии, но не срезают пыльники, а самки не собирают пыльцу и не переносят ее пассивно поверхностью тела, поскольку, выползая из сикония по туннелю, они минуют место скопления мужских цветков. Эти особенности и навели ученых на мысль, что Sycophaga sycomori скорее является паразитом, чем опылителем сикомора.

К разряду чудес природы относят и образование у фикусов крайне специализированных жизненных форм. Наиболее экзотичная из них, известная под образным названием «фикус-удушитель», была подробно исследована английским ботаником Дж. Корнером и в тропиках Южного Китая отечественным специалистом по тропической флоре Ан. А. Федоровым.

Фикусы-удушители развиваются вначале как эпифиты на стволе или ветви другого дерева (дерева-хозяина), куда их семена заносят обычно птицы или другие животные. Воздушные корни эпифита по стволу дерева-хозяина дорастают до земли и укореняются в почве, после чего начинают интенсивно разрастаться в толщину. При этом многие из них соприкасаются и срастаются, охватывая и сдавливая ствол дерева-хозяина со всех сторон. Дерево постепенно отмирает, а на его месте остается прочный каркас — «ствол» — из переплетения сросшихся корней фикуса-удушителя (рис. 138, 139). Таким образом в сравнительно короткий срок фикус ценой жизни дерева-хозяина выносит свою крону в первый ярус древостоя, ближе к свету. Вследствие этой особенности фикус в странах Карибского моря считают символом неблагодарности и предательства.

У фикусов-удушителей Ан. А. Федоров (1959) выделяет 6 типов корневых стволов. Наиболее массивные из них возникают из слияния множества вертикальных воздушных корней (тип продольно-ребристого чехла). На схеме (рис. 139) изображен тип решетчато-корзинообразного чехла, возникающего в основном за счет анастомозов поперечных корней, отходящих от одного — нескольких вертикальных.

Другая не менее экзотичная жизненная форма фикусов — баньян — обязана своим названием священному фикусу Индии — *фикусу бен-*

гальскому (F. benghalensis), хотя она свойственна и многим другим его видам (в том числе и нашему обычному комнатному растению — *фикусу эластичному* — F. elastica). В баньян очень часто превращаются также фикусы-удушители на более поздних стадиях развития.

Образование баньяна (рис. 140) — это своеобразная форма вегетативного размножения — расселения растения, при которой связь между материнским деревом и дочерними довольно долго сохраняется, и отмирание материнского ствола, как правило, не нарушает нормальной жизнедеятельности его потомков.

Формирование баньяна начинается с образования на крупных горизонтальных ветвях взрослого дерева воздушных корней, обычно не несущих корневых волосков. В определенные моменты жизни дерева их появляется очень много, и они гирляндами свисают с горизонтальных ветвей. Воздушные корни растут очень медленно и через некоторое время большая часть их засыхает, так и не достигнув почвы. Массовое образование воздушных корней имеет определенный физиологический смысл, поскольку в них, как отметил А. Л. Курсанов, осуществляется дополнительный синтез аминокислот, необходимых дереву в период усиленного роста.

Единичные воздушные корни дорастают до земли и укореняются, после чего надземная их часть интенсивно утолщается, приобретая облик и проводящую функцию стволов. Анатомическое строение такого корневого ствола (корня-подпорки, или столбовидного корня) становится близким к строению стебля. Материнская ветвь, от которой отошли эти воздушные корни, также разрастается в толщину. Однако она утолщается в основном лишь в направлении от корня-подпорки к периферии растения. В результате ветвь в месте ее отхождения от материнского ствола оказывается более тонкой, чем на участке после корня-подпорки. Это необычное утолщение периферийной части ветви, по-видимому, связано с тем, что с определенного момента она получает основное корневое питание через корень-подпорку, а не через материнский ствол; зависимость же периферийной части ветви от материнского ствола ослабевает.

Образование баньяна во влажном климате тропиков имеет много общего с хорошо известным нам по степной и лесостепной зоне развитием корнеотпрысковых зарослей у других представителей порядка крапивных, особенно у берестов. Такие корнеотпрысковые заросли берестов в какой-то степени можно рассматривать как зеркальное отражение баньяна (рис. 140). При формировании корнеотпрысковых зарослей новые побеги-отпрыски возникают под землей от горизонтальных корней, растут вверх

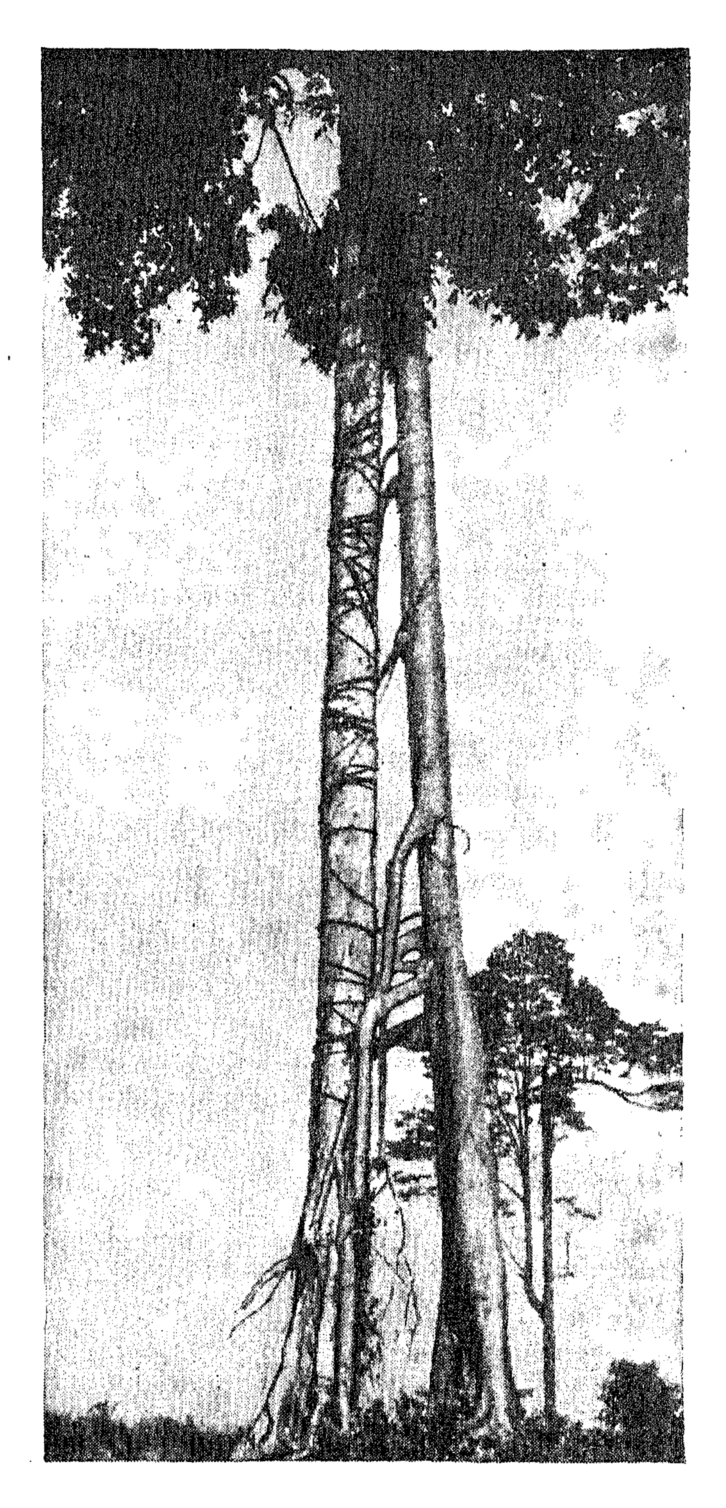


Рис. 138. Фикус-удушитель (Ficus indica), справа.

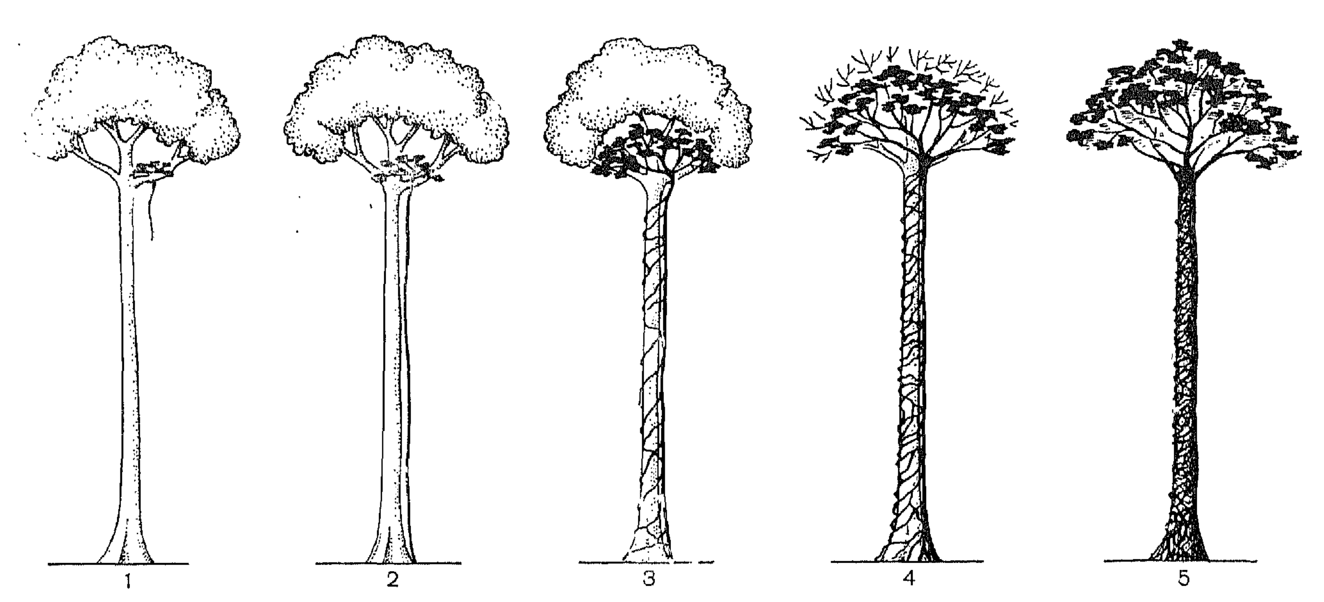


Рис. 139. Схема развития фикуса-удушителя (по Дж. Корнеру, 1958 и Ан. А. Федорову, 1959):

1—5 — стадии развития фикуса (*1* — фикус развивается как эпифит в кроне дерева-хозяина; *2* — воздушные корни фикуса достигают почвы; *3—4* — ответвления воздушных корней фикуса оплетают и сдавливают ствол дерева-хозяина, крона которого постепенно замещается кроной фикуса; *5* — дерево-хозяин отмирает и на его месте остается фикус).

и, выйдя на поверхность почвы, развивают фотосинтезирующую листовую поверхность. Отпрыски-стволы постепенно утолщаются, утолщение же их материнского корня, как и материнской ветви баньяна, происходит в основном на участке близ отпрыска. Корневой отпрыск береста, как и ствол-подпорка фикуса, может перейти на самостоятельное питание, и разрыв связи с материнским растением не приведет к его гибели. И у баньяна, и у корнеотпрысковых зарослей береста связь материнского ствола с дочерними может сохраняться неопределенно долго, в результате чего возникают многоствольные деревья-рощи. В Калькуттском ботаническом саду «Великий баньян» имеет до 1000 корневых стволов, наиболее же крупные описанные баньяны занимают площадь до 2 га. Также обширны и корнеотпрысковые берестовые заросли, изолированность деревьев в которых лишь кажущаяся, так как в почве их стволы связаны общей корневой системой.

Образование баньяна — это не только экономичный способ расселения растения, но и создание живой устойчивой системы, в которой развитие воздушных корней находится в соответствии с возникновением и ростом предстоящих им нагрузок. Инженеры назвали баньян пространственной шарнирной конструкцией, способной противостоять большому ветровому напору.

У многих фикусов тропических дождевых лесов в процессе их развития происходит неоднократная смена жизненных форм: начиная жизнь эпифитами, они превращаются в фикусы-удушители, затем в баньяны или же, минуя все эти стадии, развиваются с начала и до конца жизни по типу обычных вечнозеленых деревьев.

Большинство фикусов — полезные растения. Издавна ценится и широко используется их древесина. В Древнем Египте из стойкой и крепкой древесины сикомора изготавливали гробы для мумий, и эта древесина успешно выдержала испытания тысячелетиями. Съедобные соплодия смоковницы, сикомора и ряда других фикусов имеют большое значение в питании человека. Фикусы тропических дождевых лесов, как правило, обильно плодоносят, и их соплодиями кормится множество животных, включая птиц и летучих мышей. Латекс фикусов, содержащийся почти во всех частях растения, может быть использован для получения каучука.

Триба тутовых более или менее отграничена от остальных триб семейства характером соцветий, обычно однополых, метельчатых, колосовидных или сережковидных. Женские соцветия иногда одноцветковые и никогда не бывают дисковидными или головчатыми, как у других триб семейства. По данным Корнера, в трибе 10 родов и до 70 видов однодомных и двудомных растений, ареал ее пантропический и только род *шелковица* (Morus) распространен в тепло-умеренной зоне. Травянистые растения сосредоточены в палеотропическом роде *фатуа* (Fatoua), все остальные роды трибы представлены древесными и кустарниковыми формами. Господствуют в трибе по числу видов палеотропи-

ческий род *стреблюс* (Streblus) и близкий к нему род *трофис* (Trophis), ареал которого охватывает тропическую Америку, Мадагаскар, Филиппины, Новую Гвинею.

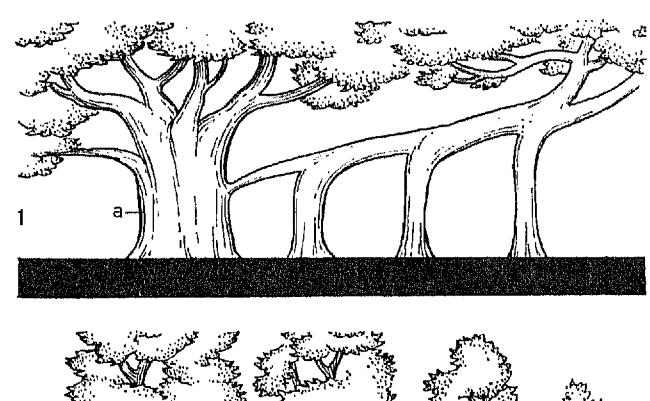
Род шелковица, в который входят наиболее ценные растения трибы, представлен листопадными деревьями с простыми, сильно варьирующими по форме листьями и однополыми сережковидными соцветиями. После цветения околоцветники женских цветков разрастаются и разбухают, покрывая развивающуюся завязь слоем мясистой ткани. В результате каждый плодик выглядит как мясистая костянка. Впоследствии мясистые покровы плодиков срастаются, образуя соплодие, которое в быту обычно называют «ягодой».

Соплодия шелковицы вкусны, богаты сахарами (более 10%) и витаминами; шелковица ежегодно и обильно плодоносит, поэтому и считается очень выгодной пищевой культурой. Определенное значение имеет шелковица и в пчеловодстве; пчелы высасывают сладкий сок плодов и собирают пыльцу в ее цветках. Однако основная ценность этого растения отражена в его названии — шелковица — и связана с использованием ее листьев для выкармливания гусениц тутового шелкопряда (Bombyx mori), из коконов которого получают натуральную шелковую пряжу. В этих целях растение издавна культивируется: в Азии (Китае) более 2500 лет, в Европе свыше 1000 лет.

Вероятно, именно благодаря длительной и широко распространенной культуре в настоящее время уже не просто отграничить виды естественного происхождения от культиваров, тем более что многие сорта и формы (их сейчас уже более 400) получены путем гибридизации полиплоидных форм. И если обычные диплоидные растения шелковицы имеют в соматических клетках 28 хромосом ($2n=28$), то сейчас уже известны полиплоиды с 308 хромосомами ($2n=308$).

Полезные свойства шелковицы разнообразны: ее твердая светлая древесина идет на всевозможные хозяйственные и декоративные изделия, луб используют как текстильное сырье для изготовления канатов, веревок, а также картона и бумаги. Из листьев и древесины получают желтый краситель; кору корней и листья применяют как лекарственное средство. Благодаря декоративности деревьев и густоте крон шелковица — желательный компонент в озеленении населенных пунктов, а неприхотливость и способность быстро развиваться даже в крайне засушливых условиях позволяет использовать ее в защитном лесоразведении в аридных районах.

Современное распространение шелковицы охватывает теплоумеренные районы Старого



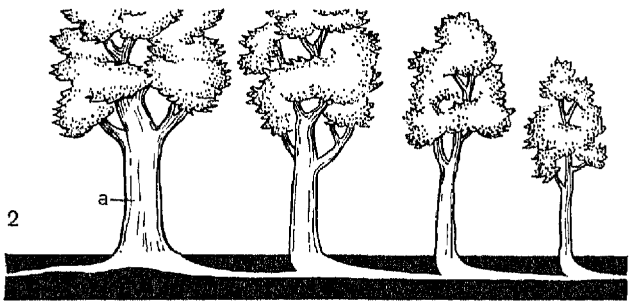


Рис. 140. Схема развития жизненных форм:
1 — фикус-баньян (Ficus sp.); *2* — корнеотпрысковая заросль береста (Ulmus campestris); *а* — материнский ствол.

и Нового Света. Западная часть ареала рода в Старом Свете представлена в основном *шелковицей белой* (Morus alba), в восточной (Гималаи, Южный Китай) распространена *шелковица крупнохвостная* (M. macroura). Оба вида полиморфны и сильно варьируют по форме, размеру, окраске и вкусовым качествам соплодий, а также по степени рассеченности листьев, их размеру и опушенности. В нашей стране, по-видимому, естественно произрастает только *шелковица атласная* (M. bombycis) на Сахалине, Кунашире и Шикотане. *Шелковица черная* (M. nigra), называемая в Средней Азии шах-тут, — культурная полиплоидная форма.

В пантропической трибе артокарпусовых 15 родов и около 100 видов. Центральное место принадлежит палеотропическому роду *артокарпус* (Artocarpus), включающему знаменитое *хлебное дерево* (A. altilis) и *джекфрут* (A. heterophyllus). Соплодия этих растений — важнейшие источники питания населения тропических стран, и ради плодов эти представители широко культивируются по всей тропической зоне земного шара. Как пищевые растения артокарпусы известны давно, о них еще до нашей эры упоминал Теофраст и в начале эры писал Плиний.

Артокарпусы — вечнозеленые или листопадные крупнолистные деревья (рис. 141). Форма их листьев крайне изменчива и даже на одном дереве иногда могут развиваться цельные, перисторассеченные и перистосложные листья. Не менее разнообразно опушение листьев,

Рис. 141. Джекфрут (Artocarpus heterophyllus) — близкий родич хлебного дерева.

включающее и железистые волоски сложного строения. Соцветия преимущественно головчатые, однополые, характерны каулифлория и рамифлория. Цветки артокарпусов невзрачные, мелкие, мужские имеют всего по одной тычинке. Способ опыления их у разных видов различен. Цветки хлебного дерева, по-видимому, опыляются ветром, они не имеют запаха, и в период созревания пыльцы движение цветков под воздействием ветра вызывает появление небольших облачков рассеивающейся пыльцы. У джекфрута и некоторых других видов цветки опыляются насекомыми. От мужских цветков этих растений исходит сладкий запах меда и жженого сахара, привлекающий опылителей — мух и пчел, а липкая пыльца облегчает ее перенос насекомыми. Ван дер Пэйл (1953), наблюдая за опылением цветков у джекфрута, отметил, что мухи-опылители развиваются и кормятся на опавших гниющих соцветиях этого же растения, что предполагает более тесные, хотя и кратковременные, симбиотические связи между растением и мухами-опылителями. К опылителям артокарпусов относят также ящериц, регулярно посещающих их цветки в поисках пищи.

Соплодия артокарпусов очень крупные, зеленовато-желтые или коричневые, по поверхности мелкобугорчатые (рис. 142). У хлебного дерева они шаровидные, диаметром до 30 см, у джекфрута продолговатые, длиной до 1 м. Масса таких соплодий иногда доходит до 16—20 кг. В пищу используют мякоть соплодий, развившуюся из разросшихся частей цветка, его придатков и оси цветоложа, а также семена, но наиболее ценятся бессемянные соплодия.

Родиной хлебного дерева предположительно считают Новую Гвинею, где и сейчас это растение широко распространено в диком состоянии в дождевых тропических лесах и является доминирующей древесной породой в лесах на заболоченных участках. Родину джекфрута связывают с Индией (Западные Гаты).

Общее распространение рода артокарпус охватывает почти все Индо-Малезийское флористическое подцарство. В его восточной части ареал артокарпуса совпадает с распространением трех небольших близких ему родов, состоящих преимущественно из вечнозеленых растений. Это *парартокарпус* (Parartocarpus), *прайнея* (Prainea) и *холлетия* (Hulletia). Все они, как и африканский род *трекюлия* (Treculia), имеют однополые головчатые соцветия и произрастают главным образом в тропических лесах низменностей.

К артокарпусовым принадлежит также род *маклюра* (Maclura), включающий примерно 12 видов. Это деревья, кустарники и лазящие лианы, распространенные в теплоумеренной и тропической зонах Америки, Азии и Африки. Почти все они колючие растения, имеющие хорошо развитые пазушные колючки. Виды маклюры используют в декоративных посадках и для создания живых колючих изгородей. Их древесина ценится в строительном деле, из корней древесины *маклюры красильной* (M. tinctoria) получают желтую краску.

Американская *маклюра оранжевая* (M. pomifera, табл. 38) часто культивируется в Старом Свете и хорошо известна в южных районах нашей страны. Это быстро растущее густоолиственное и очень колючее дерево имеет крупные шаровидные несъедобные соплодия золотисто-желтого цвета, напоминающие апельсин, отчего его иногда и называют у нас диким апельсином.

К знаменитым растениям, около 2000 лет используемым человеком, относится *бумажная шелковица*, или *бруссонетия бумажная* (Broussonetia papyrifera, табл. 38),— небольшое лис-

топадное дерево, естественно произрастающее в Восточной и Юго-Восточной Азии. По общему габитусу бруссонетия несколько похожа на шелковицу, но отличается густо опушенными листьями и шаровидными несъедобными соплодиями. Из коры этого дерева в Китае, по крайней мере с начала эры, выделывают бумагу; бруссонетия и до сих пор служит сырьем для получения лучших сортов японской бумаги.

Триба дорстениевых (более 200 видов), в отличие от остальных триб семейства, представлена в основном травянистыми растениями, нередко суккулентными. Единственный род ее *дорстения* (Dorstenia), по многим признакам близкий к роду фикус, обнаруживает тесные связи с крапивными (по строению соцветий и цветков с родами пилея, элатостема и др.). Надземные стебли дорстений очень короткие и не превышают обычно 1 см (рис. 143), однако высота растения значительно больше, за счет развития длинночерешковых крупных листьев, перистолопастных или цельных. Как правило, у дорстений хорошо развиты и подземные побеги — корневища, при помощи которых она вегетативно размножается. Очень своеобразно устроены зеленоватые плоские (дисковидные) соцветия дорстений, на верхней стороне которых вперемежку размещены женские и мужские цветки, погруженные в ткань цветоложа (рис. 143). Не менее своеобразен у дорстений и способ распространения плодов. К моменту спелости они с силой выбрасываются (катапультируются) в окружающее пространство под воздействием разбухающей ткани, находящейся под плодом (рис. 143).

Дорстении даже в тропических дождевых лесах растут в наиболее влажных местах — у водопадов, вдоль ручьев, в расщелинах скал — и распространены от низменности до высоты 2000 м над уровнем моря. Наибольшее многообразие рода проявляется в тропиках Африки и Америки, и лишь 3 вида отмечены в Азии.

Благодаря декоративному облику дорстении часто культивируют в ботанических садах, оранжереях и как комнатные растения. Разводят их и в лекарственных целях. Корни центральноамериканской *дорстении противоядной* (D. contrajerva) используют как жаропонижающее, потогонное и мочегонное средства, а *дорстению бразильскую* (D. brasiliensis) применяют как средство от змеиных укусов.

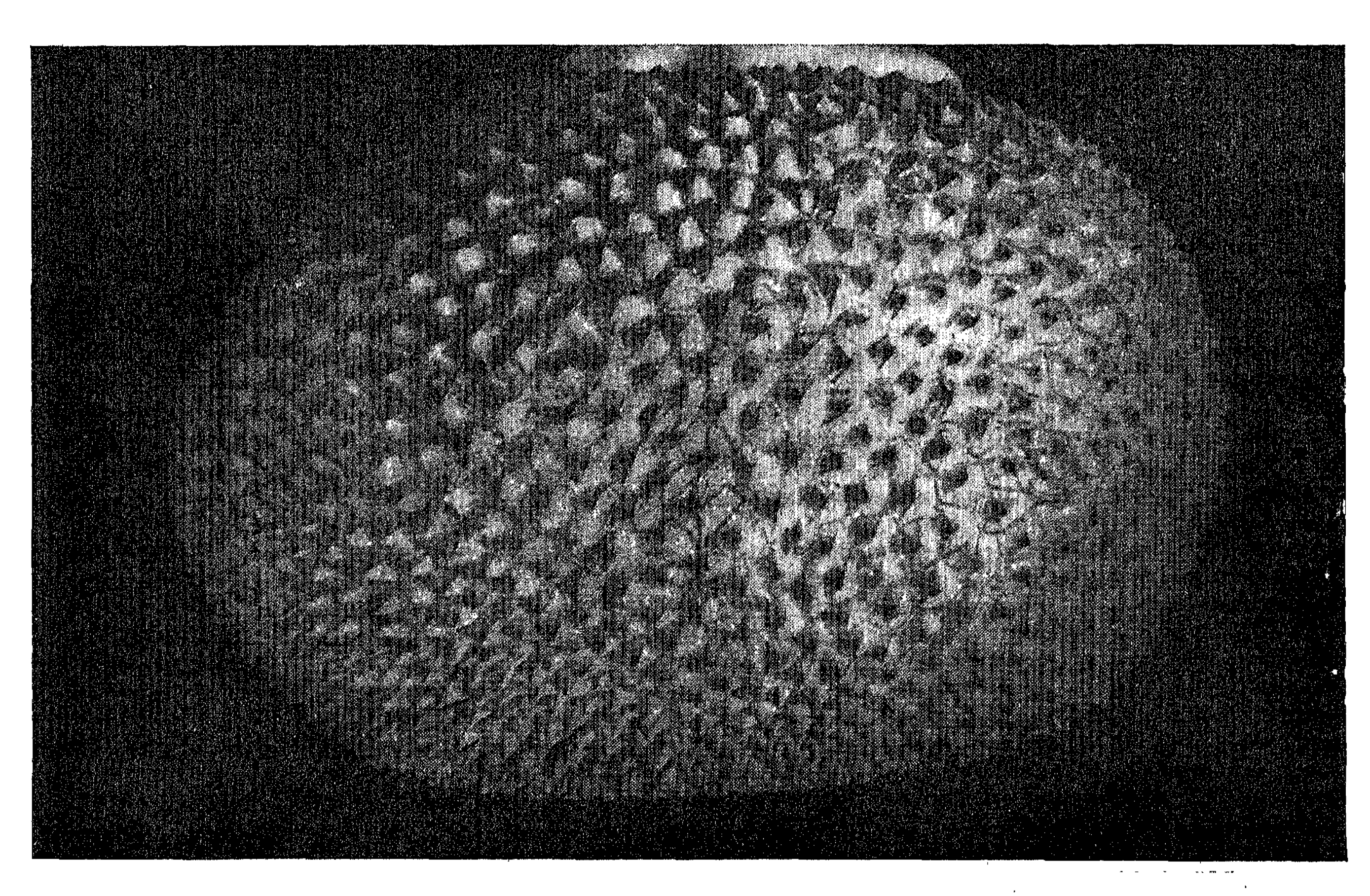


Рис. 142. Соплодие хлебного дерева (Artocarpus altilis).

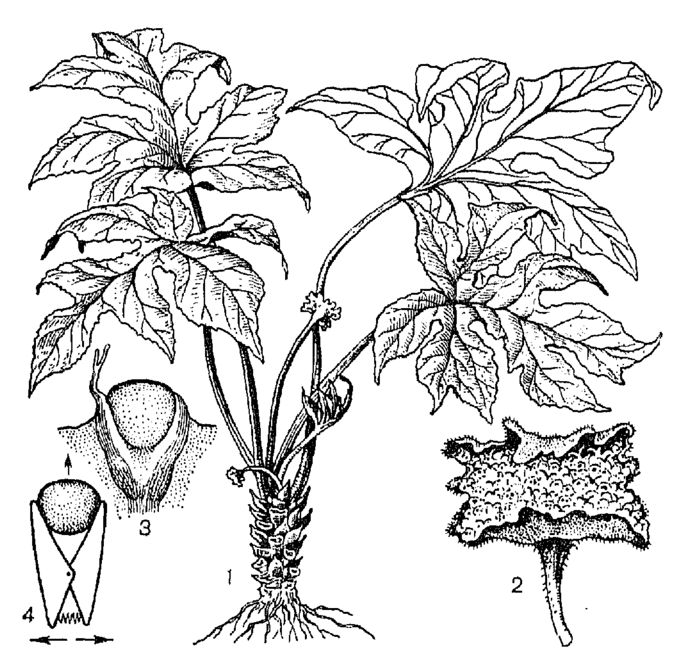


Рис. 143. Дорстения противоядная (Dorstenia contrajerva):

1 — общий вид растения; *2* — соцветие; *3* — часть цветоложа с погруженным в него околоцветником и плодом; *4* — схема механизма, выбрасывающего плод.

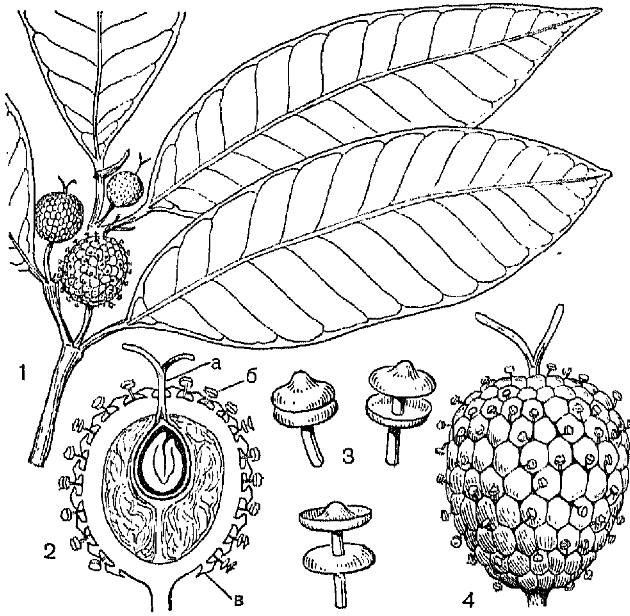


Рис. 144. Бросимум напитковый (Brosimum alicastrum):

1 — ветвь с соцветиями и листьями; *2* — продольный разрез соцветия (*а* — женский цветок, *б* — мужской цветок, *в* — прицветная чешуя); *3* — тычинки на разных стадиях раскрывания пыльников; *4* — общий вид соцветия.

В трибе бросимовых, включающей примерно 8 родов, центральное положение занимает род *бросимум* (Brosimum), характерный компонент Неотропического флористического царства, распространенный от Мексики и Больших Антильских островов до Южной Бразилии.

Бросимумы — деревья высотой до 35 м, с простыми цельными и цельнокрайними или зубчатыми листьями, крупными досковидными корнями и обильным белым или желтым латексом. Произрастают они на небольших высотах (до 1000 м над уровнем моря) в вечнозеленых, полулистопадных и листопадных лесах. Цветки бросимумов однополые, околоцветник 4-членный или полностью редуцирован, тычинок от четырех до одной; соцветия дисковидные или головчатые.

В соцветиях *бросимума напиткового* (B. alicastrum) единственный женский цветок погружен в цветоложе, его окружает множество однотычиночных цветков, чередующихся с щитковидными прицветниками (рис. 144). Своеобразны у этого вида и пыльники, раскрывающиеся одной поперечной экваториальной щелью (рис. 144). В порядке крапивных пыльники такого типа — исключительная редкость. В процессе созревания плода бросимумов цветоложе мясисто разрастается, приобретая желтую или красноватую окраску, эту мякоть поедают животные, они же распространяют семена.

Многие виды бросимумов — полезные растения и широко используются местным населением. Семена бросимума напиткового называют хлебными орехами, из них приготавливают хлеб или едят их отваренными; листья, молодые побеги и плоды этого декоративного растения считаются хорошим кормом для скота. Его латекс пьют вместо молока, так же как и латекс *бросимума полезного* (B. utile) и *бросимума питьевого* (B. potabile). Александр Гумбольдт, путешествовавший в прошлом веке по Америке, подробно описал бросимум полезный и познакомил нас с местным названием этого растения — «дерево-корова» или «молочное дерево». Стоит сделать надрез на его ветви или стволе, как обильно потечет белый, похожий на молоко густой вязкий латекс. Он приятен на вкус и имеет бальзамический запах. Сведения о необычайной питательности латекса, вероятно, несколько преувеличены; по данным Э. Меннинджера, основные компоненты его — вода (57%) и воск (37%); на долю сахаров и смол приходится лишь 5—6%.

Съедобный латекс — приятное исключение в мире растений, так как у большинства видов млечный сок горький и нередко ядовит. Латекс *бросимума заостреннолистного* (B. acutifolium), например, действует как наркотик, вызывая затемнение сознания и галлюцинации.

К трибе бросимовых относят также несколько небольших южноамериканских родов: *триматококкус* (Trymatococcus), *гелиантостилис* (Helianthostylis), африканский род *кратерогине* (Craterogyne), систематическое положение которого не совсем ясно, род *сцифосице* (Scyphosyce) и др.

Триба олмедиевых включает примерно 13 родов и около 60 видов деревьев и кустарников, распространенных в тропических лесах низменностей и гор Азии, Африки и Америки. Это преимущественно двудомные растения с однополыми соцветиями дисковидной или шаровидной формы и с обильным латексом, содержащимся в коре, листьях и соцветиях. Триба состоит из близких родов, и только *олмедия* (Olmedia) значительно обособлена от остальных особенностями строения древесины. Некоторые виды трибы издавна известны благодаря специфическим свойствам их латекса. Знамениты *кастилья эластичная* (Castilla elastica) и *кастилья резиновая* (C. ulei) — крупные (высотой до 40 м) вечнозеленые деревья с хорошо развитыми досковидными корнями, цветущие круглый год. Ареал их охватывает Центральную Америку, прибрежные районы северо-запада Южной Америки и бассейн Амазонки. У обоих видов регулярно опадают мелкие олиственные веточки, и, хотя в тропиках веткопад — явление не редкое, у рода кастилья он особенно четко выражен.

Видам кастильи мы обязаны словом «каучук» — так у аборигенов называлось эластичное вещество, добываемое из коры этих растений. Каучук — сложное органическое соединение — эластомер, состоящее в основном из полиизопрена $(C_3H_8)_n$ и др. Коммерческое значение видов кастильи как каучуконосов в настоящее время ничтожно, их заменил синтетический каучук, естественный же каучук более высокого качества дает бразильская гевея (Hevea brasiliensis) из семейства молочайных. Однако в прошлом веке кастилья эластичная имела некоторое промышленное значение и тогда же была введена в культуру далеко за пределами естественного ареала, в том числе и в ботанических садах Европы.

К трибе олмедиевых принадлежит также ряд растений, млечный сок которых ядовит. Сведения о степени токсичности их латекса противоречивы. Возможно, она зависит от индивидуальных свойств дерева, стадии его развития, условий местообитания, времени года и пр. И все же несомненно, что среди растений южноамериканской *макиры кожистой* (Maquira coriacea) есть экземпляры со смертельно ядовитым млечным соком.

Недоброй славой пользуется и латекс палеотропического Antiaris toxicaria, известного у нас под названием «анчар». Ареал этого вида огромен и простирается от Западной Африки до Южного Китая и островов Фиджи. Латекс анчара, содержащий сильно действующий на сердце алкалоид антиарин, аборигены Западной и Центральной Малайи используют для смазывания наконечников стрел.

СЕМЕЙСТВО КОНОПЛЕВЫЕ (CANNABACEAE)

В семействе 2 рода и 3 или 4 вида, распространенные в северной умеренной зоне. Это прямостоящие (*конопля* — Cannabis) или вьющиеся (*хмель* — Humulus) травы. Листья очередные или супротивные, пальчаторазедельные, пальчатолопастные или реже почти цельные, с остающимися свободными прилистниками. Растения ветроопыляемые, в соответствии с чем цветки мелкие и невзрачные, как правило, двудомные, Мужские соцветия обычно крупнее, метельчатые, многоцветковые; женские соцветия малоцветковые, головчатые или колосовидные. Соцветия с железками. Тычинки в почках прямые. Пыльцевые зерна с экваториальными порами (обычно 3, реже 2, 4 или 6 пор). Гинецей из двух плодолистиков, с двумя столбиками или с одним двураздельным столбиком. Половой диморфизм иногда очень резко выражен и даже отражается на общем облике, что у растений вообще является редкостью. Плод — орех с неопадающим околоцветником. Семя с улиткообразно завитым или согнутым зародышем и с небольшим количеством мясистого эндосперма.

Вопрос, сколько видов включает род конопля, является предметом разногласий. Многие ботаники считают, что в роде конопля содержатся 3 вида, но более правильным представляется мнение, что род монотипен, т. е. состоит из одного очень полиморфного вида — *конопли посевной* (Cannabis sativa, рис. 145). Конопля посевная — однолетнее растение с очередными пальчатосложными листьями, большей частью встречающееся в виде мужских и женских экземпляров. Однодомные формы редки и представляют собой скорее исключение. Известный английский ботаник Дж. Хеслоп-Харрисон показал, что превращение одной половой формы в другую достигается воздействием не только различного рода физиологически активных веществ (типа ауксинов), но и такого простого соединения, как оксид углерода CO. Впрочем, подобные превращения возможны и у других двудомных растений. Конопля является излюбленным объектом таких экспериментов именно в связи с резкими морфологическими различиями между мужскими и женскими осо-

Рис. 145. Конопля посевная (Cannabis sativa):
1 — фрагмент мужского растения с соцветием; 2 — мужской цветок; 3 — женский цветок с околоцветником; 4 — женский цветок (околоцветник удален).

бями. Действительно, эти различия настолько резки, что в русском языке разнополым экземплярам конопли соответствуют два названия. Так, мужские растения называют «посконь», а женские — «матерка» (рис. 145).

Стебель у конопли прямой, высотой до 2 м и более, простой, гораздо реже ветвистый, у основания более или менее округлый, к верхушке ребристый. Корень стержневой, глубокий. Листья пальчатораздельные, с 5—9 мелкозазубренными долями. Мужские цветки собраны в метельчатые соцветия. Околоцветник простой, из 5 желтоватых долей. Тычинок 5, на тонких нитях. Женское соцветие колосовидное, цветки мелкие, сидячие, гинецей с двумя длинными рыльцевыми ветвями. Семя с согнутым зародышем.

Область распространения конопли чрезвычайно обширна и занимает практически всю Северную Евразию. При этом конопля широко культивируется и очень легко дичает, так что естественный ареал ее довольно трудно выделить. Все же, по-видимому, он простирается от Кавказа до Монголии и от Западной Сибири до Гиндукуша и Гималаев. Возможно, что многочисленные нахождения конопли в Среднем и Нижнем Поволжье тоже являются естественными. Некогда она произрастала и на территории Украины. По свидетельству Геродота (V в. до н. э.), «в скифской земле произрастает конопля... Ее там разводят, но встречается и дикорастущая конопля». Культура же конопли распространена практически на всех континентах, кроме, быть может, Австралии.

Разводят коноплю в основном на волокно, а также на масло. Как техническая культура она была известна уже в древности. У Геродота мы читаем: «Фракийцы изготовляют из конопли даже одежды, настолько похожие на льняные, что человек, не особенно разбирающийся, даже не отличает — льняные они или из конопли». Средиземноморье совершенно не знало конопли, и в эти страны конопля (уже как прядильное и пищевое растение) попала из Франции.

Введенная в культуру человеком в незапамятные времена, распространяясь вместе с волнами кочевых племен и на запад и на юг, конопля с тех пор и по сей день играет в жизни человека две различные роли. На севере, примерно до 45° северной широты, конопля — текстильное, пищевое и отчасти техническое (масло) растение. На юге, главным образом в Азии (Китай, Северная Индия, Пакистан, Афганистан и Турция), отчасти в Африке, а начиная с XVI в. и в субтропических областях Северной и Южной Америки, конопля культивируется в основном как источник наркотиков, реже медикаментов. В условиях умеренного и холодного климата конопля практически теряет наркотические свойства (в какой-то мере они сохраняются, но одновременно вызывают явления отравления).

Наибольшее развитие культура конопли получила в России. Как археологические находки, так и письменные источники рассказывают об использовании этого растения с древнейших (VIII—IX вв.) времен. Лубяные волокна женских растений (матерка) довольно грубые, они, как правило, идут на веревки и канаты; лубяные волокна мужских экземпляров (посконь) дают несколько более тонкое волокно, используемое на прядение. Петр I — строитель русского морского флота (испытывавшего нужду в канатах, веревках и грубой ткани) особое внимание обратил на коноплю, и под его энергичным воздействием культура ее широко распространилась по всей России. Вместе с тем русская деревня, до конца XIX в. остро нуждавшаяся в жирах, широко использовала и конопляное масло, хотя по вкусовым качествам оно явно уступает подсолнечному. Рост площадей под коноплю продолжался и достиг, по-видимому, максимума в конце двадцатых годов, когда общая площадь под этой культурой составляла около 1 млн. га. В основном волокно конопли шло на канаты, бечеву и шпагат, часть сырья экспортировали в необработанном виде (пенька); отходы (пакля) широко использовали как обтирочный и теплоизоляционный матери-

ал. Интенсивная конкуренция со стороны тропических грубоволокнистых культур, таких, как джут, и в еще большей степени со стороны синтетических волокон снизила интерес к конопле как к технической культуре.

В тех странах, где климат позволяет культивировать коноплю как источник наркотических средств, ее разведение или целиком запрещено, или находится под строгим контролем. Источником галлюциногенов в конопле являются производные дибензипирана, так называемые каннабинолы, из которых наркотическим действием обладает в основном (или даже только) тетрагидроканнабинол, представляющий собой смолистое вещество с резким специфическим запахом. Применение конопли как одурманивающего средства имеет тысячелетнюю историю, и уже Геродот указывал на обычай скифов одурманивать себя дымом конопли. «Взяв это конопляное семя, скифы подлезают под войлочную юрту и затем бросают его на раскаленные камни,— писал он в своей знаменитой «Истории».— От этого поднимается такой сильный дым и пар, что никакая эллинская паровая баня не сравнится с такой баней. Наслаждаясь ею, скифы громко вопят от удовольствия. Это парение служит им вместо бани, так как водой они вовсе не моются». По-видимому, столь же давние обычаи применения этого наркотика в Китае и Индии. Наркотики используются в виде высушенных женских соцветий, листьев и молодых побегов. Такую измельченную смесь курят в чистом виде или с табаком. Иногда эту смесь разводят водой, в Индии такое питье обычно называют «бхангом». Смесь для курения называют анашой или марихуаной (marijuana). Впрочем, это последнее название большей частью связывают с сигаретами, где наркотик из конопли в том или ином виде смешан с табаком. Разминая (обычно босыми ногами) свежесобранные растения, получают сок, довольно быстро застывающий в виде смолы, называемой гашишем. Это один из самых опасных наркотиков. Гашиш в основном курят, реже едят. Любопытно, что в средние века в Аравии существовала особая исмаилитская секта, занимавшаяся ритуальными убийствами, для придания решимости возбуждавшая себя гашишем. От названия этой секты — «хашашин» (hashashin), т. е. «поедатель гашиша», произошло обыкновенное слово французского и английского языков — убийца (assassin).

Широкое распространение наркомании привело к необходимости столь же широкой борьбы с ней в международном масштабе. С этой целью в 1961 г. в рамках Организации Объединенных Наций была заключена Единая Конвенция о наркотических средствах, подписанная всеми государствами, входящими в ООН, и созданы специальные международные организации, планирующие борьбу с наркотиками.

Род хмель включает два или три вида, распространенных почти по всей умеренной зоне Европы и Азии, а также в Северной Америке (США).

Это многолетники или однолетники с вьющимся четырехгранным шероховатым стеблем. Листья супротивные, 3—5- или 7-лопастные. Как правило, растения двудомные, мужские соцветия метельчатые, женские цветки в головчатых колосьях («шишках»). В пазухах черепитчато покрывающих друг друга перепончатых кроющих чешуй-прилистников сидят по два женских цветка. При плодах кроющие чешуи и прицветнички более или менее разрастаются. Семя с улиткообразно завитым зародышем.

Наиболее известным видом хмеля является *хмель обыкновенный* (Humulus lupulus), обладающий огромным ареалом. Это многолетнее корневищное растение со стеблями, достигающими в длину более 10 м. На зиму стебли отмирают, а весной отрастают новые из почек корневища. Листья обычно 3-, иногда 5- или даже 7-лопастные, при основании более или менее сердцевидные. На кроющих чешуях, прицветничках и околоцветнике имеются золотисто-желтые железки, содержащие алкалоид лупулин. Хмель культивируется очень давно и довольно легко дичает, поэтому иногда трудно выявить его естественный ареал.

Хмель обыкновенный очень красив, он часто используется как декоративное вьющееся растение для озеленения стен, беседок, пергол и т. д. Существуют и специально выведенные декоративные формы, но, разумеется, главное назначение культуры хмеля — применение его в производстве пива. Именно с этой целью хмель культивируется на всех континентах, от Австралии и островов Новой Зеландии до Северного полярного круга. Для получения специфического вкуса пива (и в какой-то мере усиления его физиологической активности) в изготовляемое пиво добавляют настой высушенных женских соцветий («шишек») хмеля. Именно хмель делает этот обычно слабо алкоголизированный напиток пивом, хотя сам по себе хмель «хмельным» действием не обладает.

История пивоварения, по-видимому, восходит к чрезвычайно давним временам. В талмудических комментариях к библии утверждается, что евреи, находившиеся в пленении в Вавилоне, спаслись от проказы только потому, что пили пиво, приготовленное из хмеля. К началу нашей эры пиво было в ходу у очень многих племен. Однако древние греки и римляне — потребители виноградных вин — считали пиво варварским напитком, недостойным

цивилизованного человека. Времена меняются, и теперь пиво потребляют во всем мире.

Хмель является также лекарственным растением, идущим на приготовление препаратов с успокоительным (седативным), мочегонным и противовоспалительным действием, используется для приготовления так называемого успокоительного чая в смеси с другими растениями. Кроме того, по-видимому, хмель обладает эстрогенной активностью.

Второй вид хмеля — *хмель лазящий* (H. scandens), более известный под названием *хмеля японского* (H. japonicus), — распространен в Амурской области, Приморском крае, на островах Сахалин и Кунашир, в Японии, на островах Рюкю, в Северо-Восточном Китае и на острове Тайвань. В отличие от хмеля обыкновенного это однолетнее растение с глубоко-5—7-лопастными и в очертании почковидными или округлыми листьями. Культивируется как декоративное растение.

Некоторые ботаники американскую расу хмеля обыкновенного выделяют в самостоятельный вид — *хмель американский* (H. americanus). Однако американские растения отличаются от евразиатских лишь сравнительно незначительными признаками, и поэтому те систематики, которые склонны к более широкому пониманию объема вида, не признают видовую самостоятельность американского хмеля.

СЕМЕЙСТВО ЦЕКРОПИЕВЫЕ (CECROPIACEAE)

Эта сравнительно небольшая и очень своеобразная группа, известная ранее под названием коноцефалоидных (Conocephaloideae), была обособлена в самостоятельное семейство цекропиевых совсем недавно голландским исследователем К. К. Бергом (1978). Цекропиевые занимают промежуточное положение между тутовыми и крапивными. Вегетативные признаки (строение и форма листьев и прилистников, наличие млечного сока, преобладание древесных форм) сближают их с тутовыми, по генеративным же признакам (ортотропный семязачаток, лопатовидный зародыш, четырехчленные цветки, одна ветвь рыльца и строение соцветий) они стоят ближе к крапивным.

Цекропиевые — двудомные деревья и кустарники, имеющие воздушные или ходульные корни и несколько редуцированную систему млечников, среди них есть полуэпифиты и много пионерных растений. Семейство объединяет 6 родов и примерно 200 видов растений, распространенных главным образом в тропической Америке, где произрастают представители 180 видов из родов *цекропия* (Cecropia), *куссапоя* (Coussapoa) и *пурума* (Pourouma). Роды *мусанга* (Musanga) и *мириантус* (Myrianthus) распространены в тропической Африке, род *пойкилоспермум* (Poikilospermum) — в тропической Азии.

Среди цекропиевых есть интереснейшие листопадные растения вторичных дождевых тропических лесов. Это муравьиные деревья (мирмекофиты): неотропические цекропии и очень близкие к ним африканские мусанги (рис. 146), распространенные по всей тропической Африке. Цекропий более 80 видов, произрастающих от юга Северной Америки до юга Бразилии.

Цекропии и мусанги исключительно быстро растут, за 4—5 лет достигая 10—12-метровой высоты, однако живут недолго (цекропии — 8—12 лет, мусанги — 15—20 лет), высота их при этом составляет 16—24 м. Произрастают они чаще всего на вырубках и благодаря быстрому росту значительно возвышаются над остальными деревьями возобновляющегося леса. Общий вид этих деревьев своеобразен и напоминает пальмы. Гладкие, слабо ветвящиеся стволы их увенчаны негустой зонтиковидной кроной, образованной крупными округлыми пальчаторассеченными листьями, черешки которых достигают в длину 30 см. Несмотря на листопадность, эти растения не образуют настоящих почек и их формирующиеся побеги вместо почечных чешуй прикрыты своеобразными капюшонами, образованными прилистниками (рис. 146). Цветки у цекропий и мусанг очень мелкие, однополые, собраны в однополые соцветия типа сережек (рис. 146). Их стволы и ветви внутри полые и разделены на изолированные камеры (рис. 146), в отдельных камерах иногда скапливается бесцветная жидкость, которую местные жители используют в случае необходимости вместо воды.

Листья *цекропии щитовидной* (Cecropia peltata) и *мусанги цекропиевидной* (Musanga cecropioides) с возрастом резко меняют форму: у всходов листья цельные, у молодых растений обычно трехлопастные, у взрослых пальчаторассеченные (на 7—16 долей), диаметром до 0,5 м. Иногда все 3 типа листьев можно увидеть на одном порослевом побеге взрослого дерева (рис. 146).

У обоих видов в нижней части стволов иногда возникают ходульные (придаточные) корни, растущие дугообразно вниз. Достигнув почвы, они укореняются; в месте укоренения обычно образуются новые надземные побеги, развивающиеся впоследствии в деревья. Ходульные корни таким образом наряду с опорной функцией выполняют также функцию органов вегетативного размножения.

Наиболее поразительной особенностью цекропий и мусанги является населенность их полых стволов и ветвей муравьями. Взаимоот-

ношения, возникающие между муравьями и растением, чрезвычайно интересны и являются постоянным объектом наблюдения исследователей.

Деревья цекропии дают не только убежище, но и пищу агрессивным муравьям-ацтекам (Azteca muelleri). Заселение ими дерева начинается с проникновения самки внутрь ствола. Она пробуравливает побег в верхней части междоузлия, на участке, где он наиболее тонок, и откладывает яйца. Питаются самка и личинки паренхимной тканью сердцевины молодых побегов, но позднее основной пищей муравьев становятся так называемые мюллеровские тельца — уникальные в растительном царстве секреторные органы. Эти беловатые округлые образования диаметром до 3 мм появляются среди войлочного опушения на килевидных выростах, в основании листовых черешков (рис. 146).

Пожалуй, самым удивительным является содержимое мюллеровских телец: оно состоит главным образом из гликогена (животного крахмала) — основного запасного углевода животных и грибов. У цекропии (как и у других высших растений) основные запасные углеводы представлены в форме крахмала, гликоген же синтезируется только в мюллеровских тельцах, причем на ранних стадиях их развития, как показали недавние исследования с помощью электронной микроскопии (Ф. Риксон, 1971, 1974), в этих образованиях гликогена нет. Однако в процессе дальнейшего формирования тельца его хлоропласты дедифференцируются в пропласты, которые затем превращаются в гликогеновые пластиды. Небольшое число гликогеновых пластид образуется также в жемчужных железках — крохотных беловатых выростах, изредка появляющихся на черешках и нижней поверхности листьев цекропии и также поедаемых муравьями.

После уничтожения муравьями мюллеровского тельца рядом возникает аналогичная структура (за день цекропия может дать до 100 мг ткани мюллеровских телец), однако образование тельца не вызывается непосредственным воздействием насекомого, как это характерно для формирования галлов. Мюллеровские тельца являются чисто растительными структурами.

Взаимоотношения цекропия — муравьи-ацтеки относят обычно к симбиотическим. Польза, извлекаемая из них муравьями, очевидна: они получают от цекропии и жилище и питание. Более дискуссионен вопрос, насколько полезны для цекропии муравьи. Многие исследователи большое значение придают защитной роли муравьев: они очень агрессивны и защищают растение от нападения других насекомых, особенно от муравьев-листорезов из рода

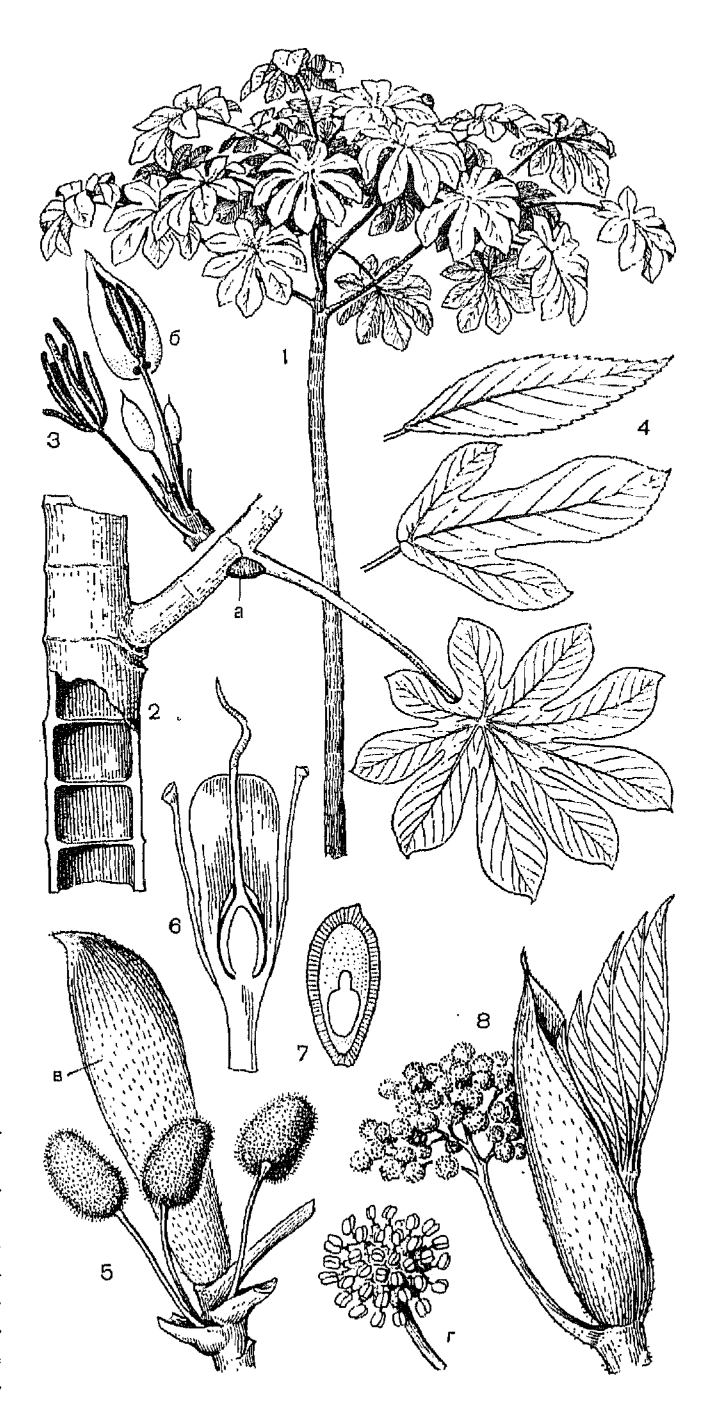


Рис. 146. Цекропиевые.

Цекропия железистая (Cecropia adenopus): *1* — общий вид дерева; *2* — ветвь (в нижней части в разрезе) с листом (*а* — килевидный вырост, на котором развиваются мюллеровские тельца); *3* — мужское соцветие (*б* — прилистник-капюшон); *4* — простые и трехлопастные листья молодых растений. Мусанга цекропиевидная (Musanga cecropioides): *5* — женское соцветие (*в* — прилистник-капюшон); *6* — продольный разрез женского цветка; *7* — продольный разрез плода; *8* — мужское соцветие (*г* — его часть).

атта. Ацтеки также предохраняют цекропию от обрастания травянистыми и древесными лианами, откусывая верхушки побегов лиановидных растений, как только те коснутся ее ствола или ветвей. Однако, несмотря на многообразие защитных действий муравьев, деревья, заселенные муравьями, выглядят обычно не лучше, чем без муравьев.

Наблюдения в природе позволили некоторым исследователям рассматривать отношения между цекропией и муравьями-ацтеками как полупаразитические. Сторонники этого мнения указывают на возможную в прошлом связь между цекропией и муравьями-листорезами. Предполагается при этом, что заболоченные участки были исконными местообитаниями цекропии, чем и объясняется способность ее к развитию ходульных корней. В таких условиях живут и некоторые виды муравьев-листорезов; их жилища, находящиеся в поверхностных слоях почвы, при резком повышении уровня воды затопляются, и муравьи вынуждены перебираться на более высокие места и иногда искать убежища в полых стеблях растений. Таким убежищем могла стать для них и цекропия. Если это предположение верно, то развитие цекропией мюллеровских телец, вероятно, было единственным средством спасти крону от листорезов. Характерно также, что муравьи-листорезы, активно запасающие кусочки листьев, сами эти листья не едят, а лишь используют как субстрат для разведения грибов. Конидиями этих грибов они и питаются, т. е. живут на гликогеновой диете, поскольку основным запасным углеводом грибов является гликоген. Сопоставив это с образованием гликогена и в мюллеровских тельцах цекропии, получаем еще одно косвенное подтверждение связи (в прошлом) цекропии с муравьями-листорезами. Подтверждает это и расположение мюллеровских телец в основании листовых черешков: муравьи-листорезы, пробирающиеся к листу, неизменно наталкиваются на «столовую» — мюллеровские тельца.

Какие муравьи послужили стимулом образования мюллеровских телец, остается до конца не выясненным, но сам по себе факт развития цекропией секреторных органов, продуцирующих пищу для муравьев, замечателен, и особенно удивительно, что растение «в угоду насекомым» вырабатывает гликоген — несвойственное высшим растительным организмам запасное вещество.

Было установлено, что населены муравьями и образуют мюллеровские тельца обычно лишь цекропии, развивающиеся на влажных или заболоченных низменностях Южной и Центральной Америки. На более сухих местах, в горах и на многих островах цекропии, как правило, живут без муравьев и не вырабатывают мюллеровские тельца.

Цекропия находит разнообразнейшее применение в жизни человека. Ее используют в народной медицине: кору и листья как противоастматическое и вяжущее средство, латекс — против кожных заболеваний, отвар листьев — от кашля. Из коры получают волокно, идущее на изготовление грубой одежды и веревок, из древесины вырабатывают бумажную массу. Полые побеги растения местные жители иногда используют для изготовления духовых музыкальных инструментов.

Род пойкилоспермум распространен в дождевых тропических лесах Индо-Малезийского растительного подцарства. Пойкилоспермумы (20 видов) — вечнозеленые растения, цветущие и плодоносящие почти круглый год. Это полуэпифиты, своеобразную жизненную форму которых называют «ползучее древесное растение».

В первые годы они развиваются как настоящие эпифиты: их мелкие семена, занесенные птицами, прорастают на ветвях других деревьев. Но после того как их воздушные корни дорастут до почвы и укоренятся, побеги начинают быстро ветвиться и интенсивно растут, при этом они как бы ползут по ветвям дерева-хозяина, а затем и по ветвям соседних деревьев. Пойкилоспермумы не имеют каких-либо специальных приспособлений для прикрепления (колючек, усиков, присосок), тем не менее эти растения покрывают своими побегами значительные площади.

СЕМЕЙСТВО КРАПИВНЫЕ (URTICACEAE)

Крапивные включают около 60 родов и более 1000 видов растений, распространенных преимущественно в тропиках. Семейство обычно подразделяют на 5 триб: собственно крапивные (Urticeae), прокрисовые (Procrideae), бемериевые (Boehmerieae), форскаолеевые (Forsskaoleae) и постенницевые (Parietarieae).

Главным отличием крапивных в системе порядка является ортотропный и базальный или почти базальный семязачаток, прямой лопатовидный зародыш и преобладание травянистых жизненных форм.

Эволюция семейства шла в основном по линии упрощения строения органов и редукции их частей. Черты редукции у крапивных особенно четко проявляются в цветке: гинецей полностью утратил димерность строения, до предела может быть редуцировано и число частей цветка. В трибе форскаолеевых, например, мужской цветок состоит обычно из одной тычинки, окруженной околоцветником, женский со-

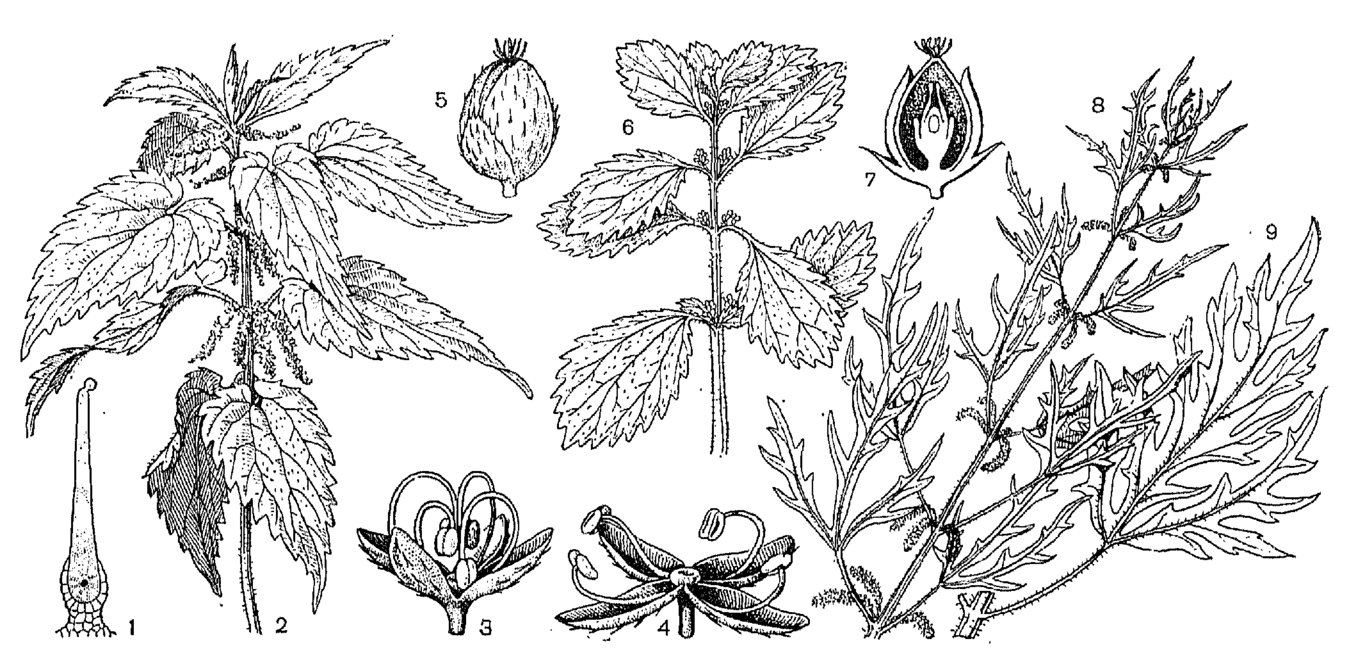


Рис. 147. Крапивные.

Крапива двудомная (Urtica dioica): *1* — стрекательный волосок; *2* — верхняя часть растения с плодами; *3* — мужской цветок до пыления; *4* — то же после пыления; *5* — плод. Крапива жгучая (U. urens): *6* — верхняя часть растения с соцветиями; *7* — продольный разрез женского цветка. Крапива коноплевая (U. cannabina): *8* — верхняя часть растения с плодами; *9* — лист.

держит только гинецей, его околоцветник полностью редуцирован, реже развивается нерасчлененный околоцветник. Соцветия крапивных верхоцветного типа, разнообразны по форме: головчатые, метельчатые, сережковидные. Иногда они обоеполые и содержат один — несколько женских и несколько мужских цветков, чаще же соцветия однополые.

Крапивные — ветроопыляемые растения. Их тычинки в почках обычно внутрь согнуты, но ко времени пыления нити мгновенно выпрямляются, пыльники от сотрясения растрескиваются и выбрасывают пыльцу. Это приспособление для рассеивания пыльцы является характернейшей особенностью крапивных.

Плоды крапивных мелкие, сухие (ореховидные), но у некоторых видов они окружены сочным покровом из мясисто разросшейся после цветения чашечки, отчего плод становится похожим на костянку или ягоду. У *уреры ягодоносной* (Urera baccifera), небольшого деревца, распространенного в тропических лесах Америки, разросшаяся чашечка ярко окрашена, что придает плоду еще больше сходства с ягодой. Похожи на ягоды и красновато-оранжевые соплодия видов *прокриса* (Procris), мясистая часть этих соплодий образована цветоложем. Красновато-фиолетовые соплодия *лапортеи шелковицевой* (Laportea moroides) очень похожи на соплодия шелковицы или плоды малины, однако, в отличие от них, мясистая часть плода у этого растения возникла в основном за счет разрастания цветоножки.

Крапивные обильно плодоносят, причем у некоторых видов семена могут развиваться бесполым путем в результате апомиксиса. Например, у ряда видов *элатостемы* (Elatostema acuminatum, E. sessile) почти нет мужских цветков, тем не менее женские цветки дают плоды с полноценными семенами. Наблюдения над образованием семян показали, что у этих растений микропиле зарастает задолго до созревания зародышевого мешка и зародыш возникает из нередуцированной яйцеклетки без опыления и без оплодотворения.

У большинства крапивных наиболее обычным способом распространения плодов является зоохория, однако у ряда видов элатостемы и *пилеи* (Pilea) плоды своеобразно катапультируются, причем роль катапульты выполняют стаминодии. В период пыления цветков стаминодии едва заметны, и только ко времени плодоношения они значительно увеличиваются в размерах. В это время стаминодии внутрь согнуты и поддерживают частично нависающий над ними плод (рис. 148). Как только на плодоножке образуется отделительный слой и связь плода с растением ослабнет, стаминодии с силой распрямляются и выбрасывают (катапультируют) плод. При этом плоды отлетают на расстояние 25—100 м от материнского растения. Однако у большинства крапивных наиболее обычным путем

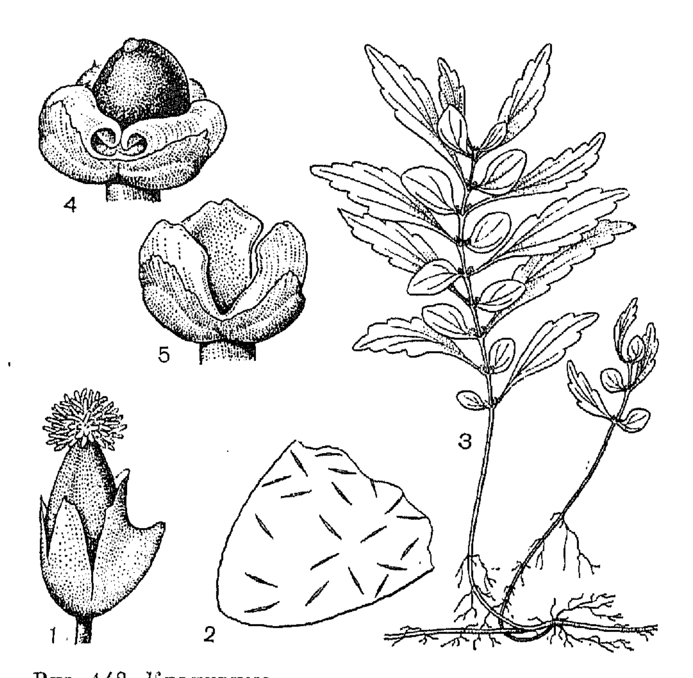


Рис. 148. Крапивные.

Пилея непарнолистная (Pilea imparifolia): *1* — женский цветок; *2* — участок листа с цистолитами; *3* — общий вид растения с резко выраженной анизофиллией. *Пилея прилистниковая* (P. stipulosa): *4* — плод, окруженный снизу согнутыми внутрь стаминодиями и околоцветником; *5* — выпрямленные стаминодии после катапультирования плода.

распространения плодов остается зоохория.

Крапивные очень часто размножаются вегетативно при помощи укоренения стеблей, подземных столонов, корневых отпрысков, клубней и т. п. У травянистых суккулентов этот способ размножения нередко преобладает над семенным.

Листья крапивных простые, как правило, с 3 жилками в основании, одной из характерных особенностей их является обилие цистолитов — беловатых образований, пропитанных карбонатом кальция (рис. 148). Форма цистолитов (точечная, палочковидная, овальная, серповидная, булавовидная, звездчатая, V-образная и т. п.) более или менее постоянна для определенных таксонов и нередко служит хорошим диагностическим признаком в систематике видов и родов семейства.

Листья примитивных форм крапивных располагаются на побегах накрест супротивно, у более подвинутых форм листорасположение может перейти к двурядно-очередному, в связи с редукцией одного листа в каждой паре супротивных листьев. На пути этого перехода много промежуточных стадий. Чаще всего один из супротивных листьев исчезает не полностью, а лишь уменьшается в размерах, и тогда мы сталкиваемся с очень характерным для крапивных явлением — анизофиллией — развитием в одном узле неодинаковых по размеру, а иногда и по форме листьев (рис. 148).

Наиболее хорошо известны в семействе представители трибы крапивных, объединяющей жгущиеся растения. Латинское название трибы Urticeae (так же как Urtica, Urticaceae и Urticales), производное от слова uro — жгучий, дано ей за множество жгучих волосков, покрывающих листья и стебли растений. Жгучие волоски крапивы имеют стрекательные клетки (на 1 мг ее массы приходится до 100 стрекательных клеток), содержащие едкую жидкость сложного химического состава; в ней есть гистамин, ацетилхолин, муравьиная кислота. Жгучий волосок имеет вид капиллярной трубочки, оканчивающейся небольшой округлой головкой (рис. 147). Верхняя часть волоска окремневает и при прикосновении к ней отламывается, острые края волоска прокалывают кожу, и в ранку впрыскивается содержимое стрекательной клетки. В результате возникает болезненное жжение — крапивный ожог.

Ожоги, причиняемые тропическими представителями трибы, особенно древесными лапортеями, иногда приводят к тяжелым последствиям. Жалящее действие *лапортеи сильножгучей* (Laportea urentissima), произрастающей в Юго-Восточной Азии, так сильно, что может вызвать смерть ребенка. Дурной славой пользуются и древесные лапортеи Филиппин: *лапортея лусонская* (L. luzonensis) и *лапортея полузамкнутая* (L. subclausa). Невероятно болезненно действие жгучих волосков австралийской *лапортеи гигантской* (L. gigas) — крупного дерева из дождевых тропических лесов Северо-Восточной Австралии; боль от ее ожога нередко приводит к обмороку и чувствуется в течение нескольких месяцев. Такие же ожоги, сопровождающиеся опухолями лимфатических узлов, вызывает австралийская суккулентная лапортея шелковицевая, растущая в наших оранжереях как травянистое растение, и кустарниковая *лапортея светолистная* (L. photiniphylla) с островов Фиджи, из Новой Каледонии и Австралии. Неприятны ожоги *лапортеи знойной* (L. aestuans) — небольшого ползучего травянистого растения Антильских островов. Очень болезненны прикосновения травянистой *жирардинии разнолистной* (Girardinia heterophylla), распространенной в Индокитае.

Жгучие волоски защищают растение от поедания животными, но, конечно, они его спасают не от всех врагов. Листья австралийских древесных лапортей, например, оказались безвредными для крупного рогатого скота, листья крапив безнаказанно поедают улитки и т. д. Неудивительно поэтому видеть у растений дополнительные защитные приспособления. Урера

ягодоносная, например, помимо жгучих волосков, развивает множество колючек на побегах, кроме того, это одно из немногих крапивных, имеющих млечный сок. Млечники есть также у лапортей и крапив, однако содержат они бесцветную жидкость, а не млечный сок, как у большинства тутовых.

По числу видов в трибе преобладают род *крапива* (Urtica), содержащий примерно 50 видов травянистых растений, и тропический род урера (35 видов), представленный разными жизненными формами: травянистыми растениями, кустарниками, деревьями с мягкой древесиной и лианами, к последним относится большинство африканских видов. В СССР из трибы Urticeae широко распространены только виды крапив (рис. 147). Все знают крапиву как жгущийся сорняк, но не всем известно, что обычная *крапива двудомная* (U. dioica) — полезнейшее растение нашей умеренной флоры (рис. 147). Она богата витаминами A, C, K и минеральными солями, ее листья и молодые побеги съедобны, их используют в сыром виде (протертыми) и варят. В народной медицине ее успешно применяют как кровеостанавливающее средство при внутренних кровотечениях, а также при авитаминозе. Семена крапивы богаты маслом, листья успешно используют на подкормку шелковичных червей, из корней получают желтую, а из листьев зеленую краску. Издавна крапива известна как прядильное растение, в прошлые времена она была обычным сырьем для изготовления тканей кустарным способом. Бактерицидное действие крапивы хорошо известно рыбакам, и они используют ее для сохранения свежей рыбы (у рыбы вынимают внутренности и начиняют ее крапивой).

Неизменный спутник жилья человека — крапива двудомная — распространена космополитно, космополитный ареал имеет и *крапива жгучая* (U. urens) — более мелкое и более жгучее однолетнее растение (рис. 147). Эти растения различаются и по характеру распределения цветков: у крапивы жгучей и мужские и женские цветки размещены на одном растении, у двудомной — обычно на разных растениях. Резко отличается от них 3—5-раздельными листьями, похожими на листья конопли, *крапива коноплевая* (U. cannabina, рис. 147). Ареал ее проходит по азиатской части СССР, Монголии, Японии и Китаю. Еще один своеобразный вид крапивы — это *крапива шариконосная* (U. pilulifera) — небольшое сизоватое растение с цельными листьями и расположенными в их пазухах шаровидными соцветиями на длинных ножках. Ареал ее охватывает Средиземноморье, у нас она произрастает в Крыму и на Кавказе, изредка встречаясь и на юге европейской части СССР.

Помимо крапив, в СССР из этой трибы изредка встречаются *жирардиния остроконечная* (Girardinia cuspidata) и *лапортея луковичная* (Laportea bulbifera), в пазухах листьев последней развиваются мясистые клубни, при помощи которых она вегетативно размножается. Оба вида распространены на Дальнем Востоке. Это высокие травянистые растения со жгучими, как у крапивы, волосками.

Самая крупная триба прокрисовых включает более 700 видов в основном травянистых, нередко суккулентных растений, обитающих главным образом под пологом дождевых тропических лесов или во влажных местообитаниях в полулистопадных тропических лесах — близ ручьев, под скалами, в ущельях. Господствует в трибе пантропический род пилея (около 400 видов), объединяющий травянистые растения с внутрипазушными сросшимися прилистниками, преимущественно 3-лопастным околоцветником у женских цветков (рис. 148) и четко выраженными, разнообразными по форме цистолитами на листьях и стеблях.

Широко распространен в тропиках Старого Света род элатостема, включающий (вместе с *пеллионией* — Pellionia) около 300 видов травянистых растений. Очень близок к нему небольшой (16—20 видов) палеотропический род прокрис, его представители, преимущественно травянистые или кустарниковые эпифиты с суккулентными листьями и стеблями, растут на стволах и нижних ветвях деревьев. Прокрисы обычны на островах Индонезии и Филиппин, в целом же ареал рода простирается от тропической Африки, через тропики Юго-Восточной Азии, острова Микронезии и Соломоновы острова до Полинезии.

В СССР (на Дальнем Востоке) из прокрисовых произрастают 3 вида пилей с накрест супротивными листьями. Это небольшая (высотой до 7 см) *пилея круглолистная* (Pilea rotundifolia), *пилея японская* (P. japonica), распространенная также в Японии и Китае, и многолетняя травянистая *пилея монгольская* (P. mongolica), растущая и в Забайкалье.

Виды пилей и другие представители этой трибы лучше знакомы нам как изящные, широко культивируемые декоративные растения. Особенно привлекают внимание пестролистные формы, вьющиеся растения с красноватыми листьями — небольшие травянистые суккуленты, по габитусу похожие на деревце бл. 39). Это *пилея мелколистная* (P. microphylla) — американское растение, широко используемое как декоративное и в Старом Свете. В Юго-Восточной Азии, кроме того, кисловатые побеги этой пилеи употребляют в пищу.

Пилея мелколистная обильно цветет, ее миллиметровые розоватые цветки (табл. 39) рас-

крываются неодновременно, и также поочередно растрескиваются пыльники, внезапно выбрасывая в воздух облачка желтоватой пыльцы. Создается впечатление, что она выстреливает пыльцой, отчего эту изящную небольшую пилею и называют «артиллерийским растением».

Триба бемериевых имеет пантропическое распространение (лишь отдельные виды заходят в районы теплоумеренного климата) и объединяет примерно 16 родов и около 250 видов большей частью травянистых растений с характерными крупными и обычно крупнозубчатыми листьями, расположенными накрест супротивно. В пазухах листьев находятся головчатые или сережковидные соцветия. У некоторых тропических бемерий нитевидные оси женских соцветий достигают в длину иногда 50—100 см и выглядят как бороды лишайников, чаще цветки собраны на оси соцветия в отдельные шаровидные головки, отчего общее соцветие выглядит как нитка бус.

Среди бемериевых много прядильных растений и наиболее ценным из них считают *рами* (Boehmeria nivea) — крупное травянистое растение с цельными, снизу бело-серебристыми листьями. Из его луба получают шелковистое волокно, идущее на изготовление разнообразных тканей. Волокна у рами в несколько раз длиннее, чем у других прядильных растений, они достигают 500 мм. Рами происходит из Китая, но издавна культивируется во многих странах, в том числе и в СССР (главным образом в Средней Азии и Закавказье), и до сих пор не потерял значения в текстильной промышленности. На пряжу используют также волокна *бемерии зеленой* (B. viridis) и представителей некоторых других родов трибы (*пиптуруса* — Pipturus, *маутии* — Maoutia, *пузользии* — Pouzolzia, *лейкосике* — Leucosyke).

Небольшая, состоящая из 3 родов, триба форскаолеевых давно привлекала внимание исследователей предельно редуцированными цветками, внешне совсем не похожими на цветки крапивных. Своеобразны и их некрупные малоцветковые соцветия: они заключены в обертку, имитирующую околоцветник, и выглядят как отдельные цветки.

Эта триба — одна из наиболее специализированных в семействе и в то же время, несомненно, очень древняя, о чем говорят и ареалы ее родов. Род *австралина* (Australina, рис. 149), например, распространен в Южной Африке, в горах Северо-Восточной Африки, в Южной Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. Огромные разрывы ареала австралины указывают на ее древность и позволяют предположить, что в далеком прошлом распространение рода было связано с южным материком Гондваной, распавшимся более 75 млн. лет назад и давшим начало Южной Америке, Африке, Индии, Австралии и Антарктиде. Аналогичные связи, по-видимому, имеет и род *дрогетия* (Drougetia), в настоящее время его представители естественно произрастают в Южной и Восточной Африке, на Мадагаскаре и в Индии.

Совершенно другие древние связи показывает распространение рода *форскаолея* (Forsskaolea). Его современный ареал простирается от Канарских островов через Северную Африку, Южную Европу, Западную Азию и Афганистан до Индии и таким образом охватывает ряд областей Древнесредиземноморского флористического подцарства Голарктиса. Вполне вероятно распространение этого рода и в меловом периоде в составе меловой субтропической флоры по берегам и островам древнего моря Тетис.

Небольшая триба постенницевых (5 родов и около 30 видов), наиболее подвинутая в семействе крапивных, включает травянистые и кустарниковые растения с цельнокрайними, преимущественно очередными листьями, соцветия их одно- — многоцветковые, нередко с обертками, околоцветник женских цветков трубчатый.

В трибе господствует род *постенница* (Parietaria), несколько отличающийся от других крапивных распространением преимущественно в теплоумеренной зоне и явным преобладанием обоеполых цветков. Постенницы, обычно нежные травянистые растения, иногда в нижней части одревесневающие, растут во влажных местах на затененных участках, среди скал и камней; нередко появляются на осыпях, по горным склонам доходят до высоты 3000 м над уровнем моря (Средняя Азия). Ареал их охватывает в основном умеренные области Евразии, но *постенница слабая* (P. debilis) распространена гораздо шире и встречается на всех пяти континентах. Ее ареал нередко приводят как пример необычайной широты естественного распространения вида. Однако не исключено, что в ряд стран постенница слабая была занесена в результате деятельности человека.

Среди постенниц много пионерных растений, нередки сорняки. Их семена обычно распространяют животные. Семена *постенницы лузитанской* (P. lusitanica) разносят муравьи, они заготавливают плоды этого растения ради элайосом — маслянистых придатков, в которые превращаются основания его околоцветников.

В СССР распространено 5 видов постенниц, они растут на юге европейской части, на Кавказе, в Средней Азии и на Дальнем Востоке (*постенница лекарственная* — P. officinalis, по-

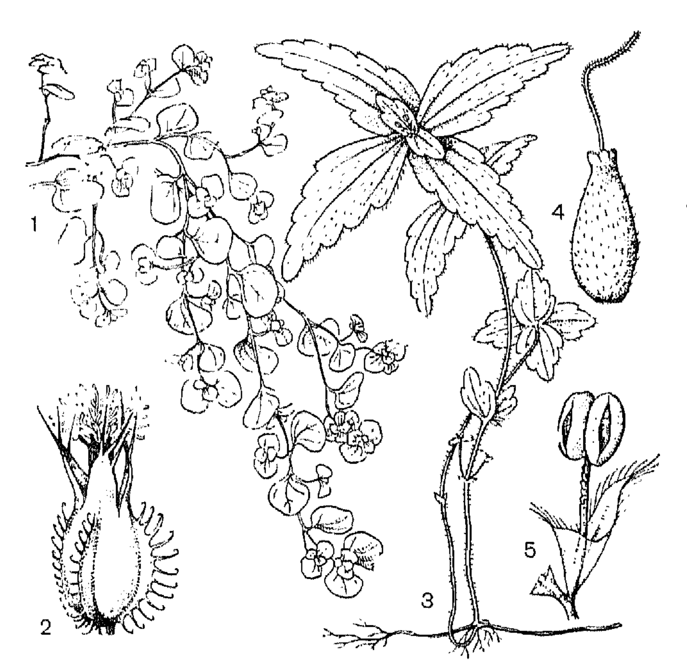


Рис. 149. Крапивные.
Солейролия (Soleirolia soleirolii): *1* — общий вид растения; *2* — женский цветок. Австралина повислая (Australina flaccida): *3* — общий вид растения; *4* — женский цветок; *5* — мужской цветок.

Рис. 150. Барбея масличновидная (Barbeya oleoides):
1 — плодоносящая ветка; *2* — мужское соцветие (трехцветковый дихазий); *3* — мужской цветок; *4* — женский цветок; *5* — плод, окруженный разросшимися чашелистиками.

стенница лузитанская, *постенница иудейская* — P. judaica, *постенница мокричнолистная* — P. alsinifolia и *постенница мелкоцветковая* — P. micrantha, которую некоторые исследователи отождествляют с постенницей слабой).

В Древнесредиземноморском флористическом подцарстве распространены и остальные 4 рода трибы, причем *жеснуинии древовидной* (Gesnouinia arborea), произрастающей на Канарских и Азорских островах, соответствуют в тропической Америке (на Антильских островах и в северных районах Южной Америки) также древовидные формы представителей рода *гемистилис* (Hemistylis), произрастающую же на Антильских островах травянистую *русселию* (Rousselia humilis) в Средиземноморье Старого Света заменяет травянистая *солейролия* (Soleirolia soleirolii).

Солейролия — небольшое вьющееся растение с густо сидящими мелкими округлыми листочками и одиночными цветками, обертки которых покрыты загнутыми цепляющимися волосками (рис. 149). Она распространена в Южной Европе и охотно культивируется в наших оранжереях и садах главным образом благодаря особенности быстро расселяться вегетативно и покрывать свободную территорию зеленым декоративным ковром.

ПОРЯДОК БАРБЕЕВЫЕ (BARBEYALES)

СЕМЕЙСТВО БАРБЕЕВЫЕ (BARBEYACEAE)

Барбея масличновидная (Barbeya oleoides), составляющая монотипный род, семейство и порядок барбеевых, растет в среднем и верхнем поясе сухих горных областей Эфиопского нагорья (Эфиопия, Эритрея, Сомали) и примыкающей части Аравийского полуострова. Хотя этот род открыт давно, еще в 1891 г. известным немецким ботаником Г. Швейнфуртом, он мало представлен в ботанических коллекциях, так как его редко собирают, вероятно, путая с лесной маслиной (Olea chrysophylla), с которой он растет в тесном соседстве и которую напоминает по внешнему облику.

Как и маслина, барбея представляет собой невысокое (5—8 м) дерево с повисающими ветвями и супротивными цельными удлиненно-ланцетными листьями (рис. 150). Листья барбеи располагаются попарно-перекрестно и снизу густо опушены одноклеточными длинными изогнутыми волосками. Барбея — растение двудомное: мужские и женские цветки, образую-

щие трехцветковые дихазии, располагаются на разных деревьях. Цветки барбеи невзрачны, лишены лепестков и состоят из 3—4 чашелистиков, в той или иной мере сросшихся у основания, 6—9, реже до 12 тычинок у мужских цветков и 1—3 плодолистиков у женских цветков. Плодолистики барбеи со свисающим почти от верхушки завязи анатропным семязачатком и длинным уплощенным столбиком покрыты со всех сторон папиллами. Большая рыльцевая поверхность обеспечивает надежное восприятие пыльцы, которая, по всей вероятности, переносится ветром. Сухой нерастрескивающийся плод барбеи окружен сильно разрастающимися, становящимися перепончатыми и жилковатыми чашелистиками, которые увеличивают летучесть плода и способствуют распространению этого растения.

Барбея привлекает внимание ботаников неясностью филогенетических связей. Во всех системах она помещалась в порядке крапивных, либо в составе семейства ильмовых, либо как самостоятельное семейство барбеевых, установленное в 1916 г. известным английским ботаником А. Б. Рендлом. Имея некоторые общие черты с отдельными представителями порядка крапивных в анатомии и морфологии органов, барбея почти от всех крапивных отличается супротивными листьями без прилистников, однолакунными узлами, апокарпным (не псевдомономерным) гинецеем и своеобразной трехбороздно-поровой пыльцой с тонкосетчатой поверхностью. Вероятно, барбея представляет собой остаток обособленной древней эволюционной линии, сохранившей в наши дни только одного своего представителя на ограниченной в сравнительно недавнем прошлом единой территории вокруг Красного моря.

ПОРЯДОК КАЗУАРИНОВЫЕ (CASUARINALES)

СЕМЕЙСТВО КАЗУАРИНОВЫЕ (CASUARINACEAE)

В семейство казуариновых входит более 60 видов странного облика деревьев (высотой более 30 м) и кустарников (от 30—50 см до 3—4 м) с тонкими, обычно ниспадающими, зелеными побегами, на первый взгляд безлистными. Все они объединяются в род *казуарина* (Casuarina). Правда, в последнее время австралийский ботаник Л. Джонсон выделил из казуарин род *гимностома* (Gymnostoma), к которому отнес 20 видов, но большинство ботаников оставляют этот род в ранге одноименной секции рода казуарина.

В казуаринах все поражает: их внешний облик, устройство цветков, внешнее и внутреннее строение побегов (рис. 151, 152). Наконец, удивительно и само название «казуарина»: эти растения получили свое имя по сходству тонких побегов с оперением обитающих в тех же краях крупных бегающих птиц казуаров (Casuarius), тело которых покрыто тонкими волосовидными темного цвета перьями, а маховые перья превратились в длинные голые шипы.

Казуарины распространены в субтропиках южного полушария и в тропиках. Бóльшая часть видов произрастает в Австралии, Тасмании и Новой Каледонии. Как правило, виды казуарин имеют небольшие ареалы. Исключением является ареал лишь одного вида, описанного К. Линнеем,— *казуарины прибрежной* (C. litorea), чаще называемой *казуариной хвощелистной* (C. equisetifolia), который имеет бóльшую площадь, нежели ареал всей остальной части рода. Правда, казуарина прибрежная разводится во многих тропических странах и часто дичает. В культурном состоянии ее можно встретить и в Вест-Индии, и на Гавайях (где она вполне акклиматизировалась). Западная граница естественного ареала казуарины прибрежной несколько сомнительна. Есть подозрение, что на восточноафриканском побережье и на Мадагаскаре казуарина прибрежная расселилась не без помощи человека. Но зато на соседних с Мадагаскаром Маскаренских и Сейшельских островах казуарина прибрежная — несомненный абориген. Учитывая распространение этого вида и современные данные о передвижении материковых масс, можно предположить, что в прежние геологические времена Маскаренские и Сейшельские острова были частью Азиатского материка, а Мадагаскар был частью Африки.

Казуарина прибрежная как парковое дерево разводится и в районах с субтропическим и даже теплоумеренным климатом, например в США, в Средиземноморье, на Черноморском побережье Кавказа.

По форме кроны некоторые виды казуарин напоминают нашу ель. Это сходство даже отмечено в лесоводческом справочнике, изданном в 1955 г. в Сараваке (остров Калимантан). Автор его, англичанин Ф. Браун, работавший лесничим в лесах Саравака, пишет, что на рынке *казуарина суматранская* (C. sumatrana), а также ветви казуарины прибрежной (разводимой искусственно на Калимантане) продаются как «рождественское дерево» (Christmas tree), т. е. заменяют ель. Казуарины, разводимые с деко-

ративной целью или для закрепления дюн в США — во Флориде (где обсаживают шоссе *казуариной Каннингема* — C. cunninghamiana), Аризоне и Калифорнии,— называют «австралийской сосной». Действительно, тонкими зелеными побегами казуарина напоминает длиннохвойные сосны.

Одревесневающие соплодия казуарин, остающиеся на ветвях после высыпания плодов, могут быть приняты за шишки хвойных, например кипарисовых. Кстати, одно из кипарисовых, каллитрис (Callitris), внешне сходный с казуариной, произрастает с ней не только в одних и тех же местах Северо-Западной Австралии, но даже в одном и том же кустарниковом сообществе (вместе с хакеей многолинейчатой — Hakea multilineata).

Если внимательно, с помощью лупы разглядеть зеленый побег казуарины, можно обнаружить сходство его с растением совершенно другого родства — с хвощом (Equisetum). Как и у хвоща, зеленые побеги у казуарины составлены из сегментов и каждый сегмент венчается зубчатой коронкой. Членистые побеги казуарин давали повод также сближать их с эфедрой (Ephedra). Правда, детальное изучение молодых побегов казуарины показывает, что их сходство и с хвощом и с эфедрой поверхностное.

Казуарины имеют побеги двух основных типов: зеленые, которые у большинства видов ежегодно опадают, и одревесневающие, многолетние. Как легко догадаться, именно опадающие побеги несут у казуарин главную функцию листьев — ассимиляционную. Поэтому их часто называют ассимилирующими побегами.

Ассимилирующие (точнее, фотосинтезирующие) побеги у наиболее известного вида, казуарины прибрежной, двух типов: очень тонкие конечные побеги мутовчато прикрепляются к чуть более толстым побегам следующего порядка ветвления, которые, в свою очередь, мутовчато расположены на многолетних побегах. Ассимилирующие побеги казуарин членистые, т. е. состоят из серии сочленяющихся друг с другом сегментов (по существу, сегменты — это междоузлия). Размеры сегментов обычно составляют около 1 см в длину и 1 мм в поперечнике. В верхней части каждого сегмента располагается своего рода влагалище (упоминавшаяся уже зубчатая коронка), прикрывающее основание следующего, верхнего сегмента. Но называть зубцами верхнюю часть этой коронки неправильно: вся коронка составлена из сросшихся боковыми сторонами верхних частей листьев, а зубцы — это верхушки листьев (их может быть у разных видов от 4 до 16). Но и коронка еще не целиком листья казуарин, а лишь их верхняя часть. По

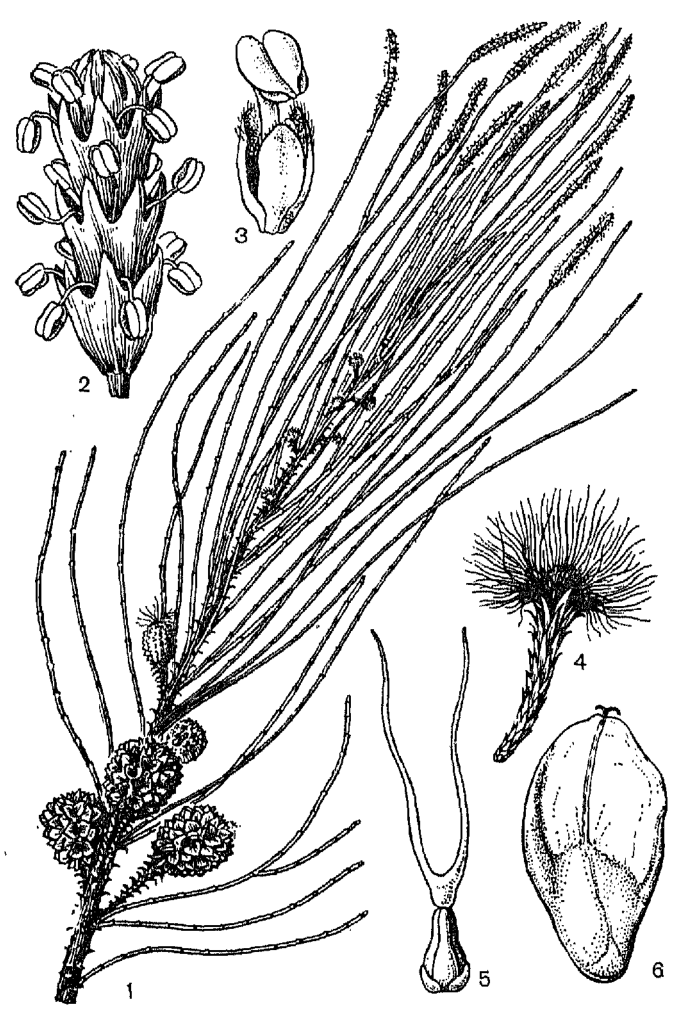


Рис. 151. Казуарина прибрежная (Casuarina litorea):
1 — ветвь с мужскими соцветиями на концах ассимиляционных побегов, женскими соцветиями в средней части ветви и пустыми деревянистыми соплодиями предыдущей вегетации в нижней части ветви; *2* — фрагмент верхушечной части сложного мужского соцветия с тремя элементарными мутовчатыми соцветиями; *3* — мужской цветок; *4* — женское соцветие с длинными нитевидными лопастями рылец; *5* — женский цветок; *6* — плод с прозрачным крылом.

поверхности каждого сегмента проходят вдоль оси гребни. Вот они-то и представляют собой нижние части листьев. Читатель может подумать, что на этих гребнях, коль скоро они произошли из листьев, должны находиться устьица. Но, оказывается, сегменты имеют более сложное строение. Между гребнями располагаются ложбинки, иногда весьма глубокие (до $^1/_3$ диаметра побега). На дне ложбинок и по боковым их стенкам расположены устьица. Кроме того, со дна ложбинок кверху протягиваются простые или ветвистые волоски. Ложбинки поэтому совершенно не смачиваются водой. Очень сходное строение побегов имеется и у некоторых других цветковых, например у ракитника (Cytisus).

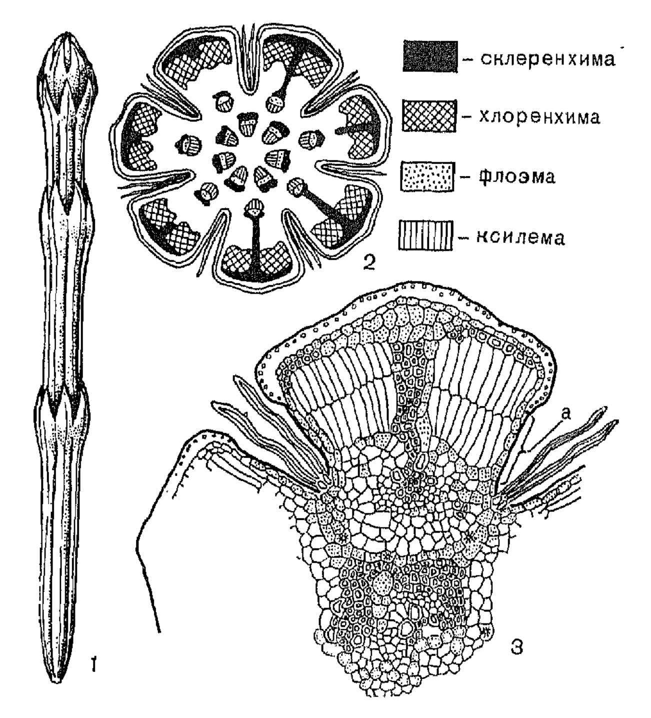


Рис. 152. Побег казуарины прибрежной (Casuarina litorea):

1 — фрагмент с тремя развитыми междоузлиями (увел. около 10); *2* — схема поперечного разреза; проводящие пучки, расположенные вокруг центра, относятся к проводящей системе собственно стебля, проводящие пучки периферийного ряда (листовые следы) приурочены к гребням; *3* — фрагмент поперечного разреза (видны волоски, поднимающиеся со дна ложбинок); *а* — зона развития устьиц.

Устьица (парацитного типа) ориентированы в ложбинках под прямым углом к оси побега. Интересно, что ламеллы на замыкающих клетках устьиц сходны с такими же образованиями голосеменных растений.

Иногда система защиты устьиц, по-видимому, оказывается недостаточной и из эпидермы, обычно утолщенной, на краях гребней образуются крылообразные выросты, служащие дополнительным прикрытием ложбинок. Такие побеги, имеющиеся у *казуарины кипарисовиковой* (C. chamaecyparis), называют крылатыми.

Количество гребней на сегментах у разных видов казуарин различное. Так, у казуарины кипарисовиковой всего 4 гребня, а у казуарины прибрежной их количество сильно варьирует (от 7 до 17), в зависимости от происхождения исследуемого экземпляра из той или иной части обширного ареала этого вида. Гребни (и, соответственно, ложбинки) соседних сегментов чередующиеся, т. е. против ложбинки одного сегмента располагается гребень другого сегмента.

Своеобразно строение и цветков казуарин. Цветки всегда однополые, однодомные или двудомные. Они лишены околоцветника. Мужские цветки представлены всего одной тычинкой (в этом сходство с молочаем — Euphorbia) и четырьмя прицветничками. Тычинка у многих казуарин раздвоенная, с двумя двугнездными пыльниками на верхушке каждой ветви. Стенка пыльника однослойная. Единственный слой ткани, составляющий стенку пыльника, является гиподермальным, лишь местами он прикрыт остатками эпидермы. Это, разумеется, сильнейшая степень редукции (вторичного упрощения) всего цветка. Так думает большинство современных исследователей. Но прежде, когда казуарин относили к хвойным, ботаники считали однослойную стенку пыльника признаком родства с голосеменными.

Впрочем, от аналогий с хвойными все-таки трудно совсем отделаться. Из предыдущего тома «Жизни растений» читатель может знать об особом свойстве пыльцевых трубок араукарий. При прорастании пыльцевых зерен вдали от семязачатка пыльцевые трубки этих архаических хвойных в стремлении достичь микропиле внедряются в ткани шишек. Подобное явление наблюдается и у казуарин. А между тем ботаники считают, что развитие пыльцевых трубок цветковых и хвойных шло по независимым линиям.

Пыльцевая трубка казуарин напоминает действия такого же органа араукариевых еще и тем, что она разрушает прорастающие мегаспоры (так называемый паразитический образ жизни пыльцевой трубки).

Женские цветки вырастают в пазухе прицветника и снабжены двумя прицветничками. Гинецей состоит из двух плодолистиков. Их длинные нитевидные столбики сращены при основании в короткий столбик с двумя тонкими, длинными, обычно красноватыми, рыльцевыми ветвями. Завязь первоначально двугнездная, но развивается лишь одно (переднее) гнездо с двумя, редко с тремя или четырьмя семязачатками. Плод с кожистым крыловидным выростом (сходен с крылом эвкоммии и вяза), ореховидный, с одним семенем, вскрывающийся при созревании подобно плодам типа коробочки (двумя створками).

Мужские цветки собраны у казуарин в колосовидные соцветия, женские — в головчатых соцветиях, округлых или продолговатых. Женские соцветия, как упомянуто, одревесневают. После высыпания плодов они остаются на ветвях.

Древесина казуарин очень плотная, поэтому она сама и некоторые виды казуарин носят промышленное название железного дерева. Древесина обычно не употребляется для построек, так как не выносит сырости. Она ценна для мебели и различных поделок, дает превосходное топливо, ради которого часто и разводится

в тропиках. Древесина казуарины прибрежной обычно окрашена в красный цвет, поэтому одно из ее английских названий — «мясное дерево». Кору казуарин применяют в местной медицине, из нее получают дубильные вещества и красители. На корнях казуарин обычны, но необязательны корневые клубеньки с азотфиксирующими бактериями.

ПОРЯДОК БУКОВЫЕ (FAGALES)

СЕМЕЙСТВО БУКОВЫЕ (FAGACEAE)

Семейство буковых содержит 7—8 родов и более 900 видов, распространенных в умеренных, субтропических и тропических областях обоих полушарий, за исключением большей части Южной Америки и тропической и Южной Африки. Большинство видов семейства — листопадные или вечнозеленые деревья, часто значительной высоты, и лишь немногие — кустарники и даже кустарнички, не превышающие 30—40 см. Листья очередные или очень редко мутовчатые, перистонервные, с линейными, обычно рано опадающими прилистниками. Членики сосудов с лестничной, с лестничной и простой или чаще только с простой перфорацией. Цветки мелкие, однодомные, в верхоцветных соцветиях различного типа — колосовидных, сережковидных, кистевидных или шаровидных, реже одиночные. Отдельные женские дихазии у основания окружены более или менее чашевидной плюской, которая у некоторых видов *нотофагуса* (Nothofagus) бывает сильно редуцирована или даже полностью подавлена. Плюска образована видоизмененными конечными стерильными ветвями соцветия. Она обычно снабжена придатками разнообразной формы — чешуйками, шипами, бугорками, щетинками, гомологичными прицветникам. Число лопастей плюски обычно зависит от числа цветков в дихазии. В одноцветковых дихазиях *бука* (Fagus) и нотофагуса она двулопастная (2 стерильные оси 2-го порядка), в трехцветковых дихазиях *кастанопсиса* (Castanopsis) и нотофагуса — четырехлопастная (4 оси соцветия 3-го порядка), в семицветковых дихазиях *тригонобалануса* (Trigonobalanus) — восьмилопастная (8 стерильных осей 4-го порядка), но у отдельных представителей некоторых родов число долей плюски может и не соответствовать числу цветков дихазиального соцветия.

Цветки буковых часто бывают с рудиментами органов другого пола. Чашелистиков обычно 6, реже меньше (до 2) или больше (до 8), чашевидных, более или менее сросшихся. Тычинок большей частью 6—12, с тонкими, свободными нитями, превышающими чашечку; пыльники интрорзные, прикрепленные к тычиночной нити у середины или у основания. Пыльцевые зерна трехбороздные или трехбороздно-поровые, у нотофагуса с 4—7 экваториальными бороздовидными апертурами. Гинецей из 3(2—9) плодолистиков; завязь 3(2—9)-гнездная с двумя висячими семязачатками в каждом гнезде, из которых развивается только один. Столбики свободные или сросшиеся в колонку, иногда редуцированы до коронки.

Плод — односемянный орех с твердым околоплодником, заключенный полностью или частично в деревенеющую плюску.

Семейство подразделяется на 2 подсемейства: буковые (Fagoideae) и каштановые (Castaneoideae). У буковых мужские цветки расположены на облиственных побегах в 1—3-цветковых дихазиях (нотофагус) или в дихазиальных стебельчатых головках в пазухах листьев (бук), имеют большие колокольчатые чашечки и крупные пыльники. Плюска раскрывается 2—4 створками, содержит 1—3 трехмерных (трехгранных) или двухмерных (уплощенных) ореха. Членики сосудов преимущественно или частично с лестничной перфорацией. Кроме того, для родов этого подсемейства характерен надземный тип прорастания семян (семядоли поднимаются над землей, раскрываются, зеленеют и фотосинтезируют), запасным веществом семядолей является масло. У каштановых цветки располагаются в дихазиальных пучках либо поодиночке на специализированных цветоносных побегах, или в поникающих однополых сережках, с мелкими чашечками и пыльниками. Плюска раскрывается 2—4 створками и содержит 1—3 трехгранных ореха, иногда нераскрывающаяся, с одним орехом (*литокарпус* — Lithocarpus); у дуба и литокарпуса от блюдцевидной до полушаровидной формы и лишь частично заключает в себе плод (желудь). Членики сосудов обычно с простой перфорацией. Прорастание семян подземное, толстые, мясистые семядоли остаются на земле и обычно служат только как источник запасных веществ (крахмала).

Бук (Fagus) — важнейшая лесообразующая порода умеренных областей северного полушария. В этом роде насчитывается 9—10 видов, распространенных в восточных штатах США, в горах Северной Мексики, в Европе, Малой Азии, на Кавказе и в Северном Иране, затем, после перерыва вновь появляются в континентальном Китае, на острове Тайвань и в Японии. Буки — большие листопадные деревья с колоннообразным стволом, высотой 25—40 м

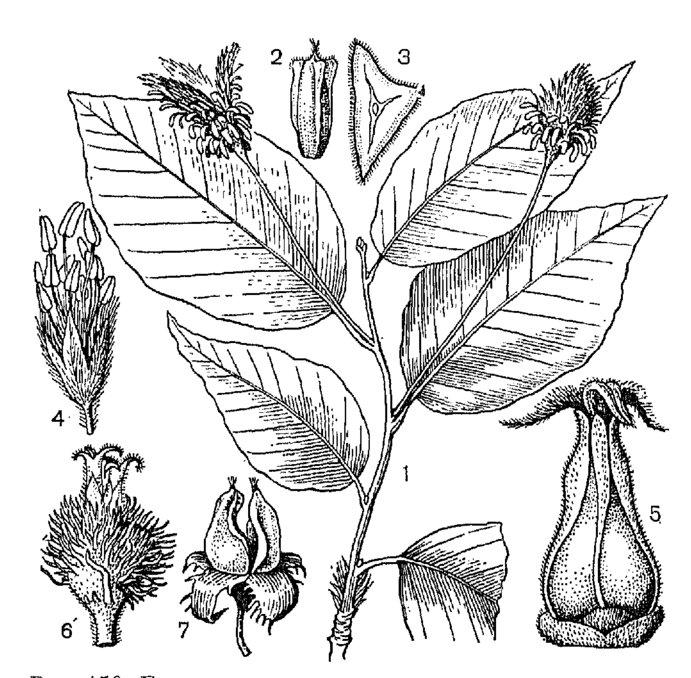


Рис. 153. Буковые.

Бук Энглера (Fagus engleriana): *1* — побег с плодами; *2—3* — плоды (вид сбоку и в разрезе). Бук европейский (F. sylvatica): *4* — мужской цветок; *5* — женский цветок; *6* — женское соцветие; *7* — зрелые плоды.

и диаметром до 1,5 м и более, покрытым серой гладкой корой, густой, округлой тенистой кроной и близко расположенными к поверхности почвы корнями; под сенью этих деревьев в сомкнутых чистых древостоях обычно имеется лишь мертвый покров. Корневая система бука без ясно выраженного стержневого корня, с боковыми корнями, имеющими уходящие вертикально вниз якорные ответвления. Мелкие окончания корней нередко направлены вертикально вверх и щеткообразно ветвятся в слое мертвой подстилки, имея хорошо развитую микоризу. У старых деревьев часто сильно разрастаются корневые лапы, в связи с чем в комлевой части ствола появляется характерная желобчатость.

Почки бука очень характерны — веретеновидные, длиннозаостренные, длиной до 1,5 см. Листья продолговато-эллиптические, с 7—15 парами жилок, зубчатые.

Цветки бука (рис. 153) расположены в пазухах нижних листьев и появляются одновременно с их распусканием. Мужские цветки в висячих головчатых дихазиальных соцветиях, с колокольчатой чашечкой и неопределенным числом тычинок (10—20) на длинных нитях. Пыльцевые зерна очень крупные, с камерными порами и очень узкими бороздами. Тяжелая пыльца бука распространяется в горизонтальном направлении на небольшое расстояние. Женские цветки в двухцветковом (в результате редукции центрального цветка) дихазиальном соцветии, с 6-лопастным околоцветником. Плюска с 4 или 3 (в случае редукции двух цветков) створками, к моменту созревания плодов сильно разрастается и древеснеет. Плод — трехгранный орех с опушенным эндокарпием, острыми (почти до короткокрылатых) ребрами. В плюске обычно по 2, реже по 4 ореха. Зародыш со складчатыми семядолями, содержащими в качестве запасного вещества до 50% масла.

Зачатки мужских соцветий бука закладываются летом предшествующего цветению года в формирующихся почках, зачатки женских — значительно позднее. У *бука восточного* (F. orientalis) мужские соцветия закладываются в июне, после окончания формирования кроющих чешуй; процесс формирования мужских соцветий продолжается 2—3 месяца, и уже в августе при вскрытии почек можно найти соцветия с зачатками пыльников. Осенью и зимой происходит дальнейшая дифференциация тканей, заканчивающаяся лишь весной. Итак, цикл развития мужских соцветий занимает 9—10 месяцев. В одной почке может заложиться до 6 соцветий. Зачатки женских соцветий появляются на месяц позже мужских, когда в почке уже сформированы 2—3 эмбриональных листа. Женские соцветия закладываются в виде меристематических бугорков в их пазухах. Большее количество зачатков закладывается при продолжительной теплой и сухой погоде, обусловливающей на следующий год большой приток углеводов к почкам и обильное плодоношение. Для нормального развития женских соцветий бук, так же как и дуб, нуждается в низких температурах зимой (минимум несколько сотен часов). Дифференциация соцветий завершается лишь весной, после установления устойчивых положительных температур. Распускание листьев и цветение бука восточного происходит в начале мая. Большинство побегов с женскими соцветиями находится на конечных частях ветвей; побеги с мужскими соцветиями располагаются по всей длине ветви, преимущественно в нижней ее части. Мужские цветки обычно раскрываются на 3—4 суток раньше женских. В дождливую погоду пыльники раскрываются в нижней части кроны, в солнечную — в верхней. Пыльца бука гибнет как от чрезмерной сухости воздуха, так и от избыточного увлажнения.

При созревании женских цветков рыльца сильно выдвигаются из них и выделяют липкий секрет. Для рылец даже кратковременные заморозки оказываются губительными, высокие температуры также оказывают неблагоприятное воздействие, дождь смывает липкий секрет, ухудшая как прилипаемость, так и прорастание пыльцы.

Семязачаток и зародышевый мешок заканчивают развитие только после опыления (осуществляемого главным образом ветром), так что оплодотворение яйцеклетки происходит через 2—3 недели. Оптимальная температура для прорастания пыльцевой трубки +18...+22 °С. Орехи созревают в октябре. В равнинных лесах Западного Закавказья бук плодоносит почти ежегодно, на высотах свыше 1000 м бук восточный, как и бук европейский, дает обильные урожаи через 3—5 лет. Семена зимуют в подстилке под снегом и прорастают в марте — апреле, когда среднесуточная температура поднимается до +8...+10 °С. Семядоли, похожие на полукруглые раскрытые зеленые веера с ушками при основании, выходят на поверхность и остаются на молодом растеньице около 10 суток. С появлением первых листьев проростки становятся более устойчивыми и развивают стержневой корень длиной 20—30 см. В первый период развития сеянцы бука, как и дуба, нуждаются в затенении, которое в естественных условиях обычно имеется (полог деревьев), а при лесных посадках семена высевают под полог кустарников (лещина, бузина, спирея), которые впоследствии под пологом бука отмирают.

Бук живет до 500 лет, хорошо плодоносить начинает с 30—50 лет, дает прирост до 350 лет; наиболее быстрый рост в высоту происходит до 80 лет, после чего ствол в основном только утолщается и развивается мощная крона.

Кроме семенного размножения, в молодом возрасте бук возобновляется пневой порослью, которую дают все пни диаметром до 10 см, но уже при диаметре ствола 20 см порослевое возобновление резко снижается. Поросль из спящих почек также способна образовать стволы, особенно после рубки в хорошо освещенных местах. Корневые отпрыски редки, появляются после повреждения корней и для размножения бука существенного значения не имеют.

Бук европейский (F. sylvatica, рис. 153) является характерным элементом зоны широколиственных лесов Европы, представляет собой дерево высотой до 40—50 м, листья эллиптические, широко заостренные к основанию и верхушке, волнистые или слабозубчатые по краю, с 5—8 парами боковых жилок и шиловидными придатками плюски. Распространен почти по всей Западной Европе: его южная граница проходит через юг Болгарии и Центральную Грецию, идет вдоль Адриатического побережья Албании, Югославии, Италии, доходит до северо-востока Сицилии, проходит между островами Корсика и Сардиния и идет до Северной Испании. Северо-западная граница пересекает Великобританию, проходит по Бельгии, Нидерландам, ФРГ и Дании, не выходя, однако, к берегам Северного моря, и достигает Скандинавии. Восточная граница проходит от Калининграда через Западную Польшу, Юго-Западную Украину, Восточную Румынию, Крым и Болгарию; граница островных местонахождений бука значительно восточнее. Северная и восточная границы распространения бука определяются тепловым режимом — бук не выдерживает сокращения вегетации менее чем до 5 месяцев и снижения средней температуры января ниже —6 С.

Бук европейский — светолюбивая лесная порода и наилучшим ростом и развитием обладает при хорошем освещении, вместе с этим является одним из наиболее теневыносливых деревьев. Он устойчив к кратковременным понижениям температуры (до —35 °С), однако длительные морозы —13...—20 °С вызывают у него сильные повреждения — трещины стволов, отхождение коры. От морозов особенно страдают проростки. Бук не может жить в районах с годовым количеством осадков ниже 500 мм и низкой влажностью воздуха, предпочитает свежие и мощные почвы — на склонах с мелкими почвами имеют место массовые ветровалы. На севере ареала бук европейский растет преимущественно на равнинах, в южных районах занимает определенную высотную зону в горах — в Скандинавии он растет до высоты 190 м, в Пеннинских Альпах — до 500 м, Гарце — до 970 м, Вогезах — 1380 м, Татрах, Карпатах и Центральных Альпах — до 1400—1440 м, в Тироле — до 1680 м, в Пиренеях — до 1870 м, в Апеннинах — до 1970 м над уровнем моря. Нижняя граница бука может снижаться даже в южных районах его ареала в благоприятных условиях до 50—100 м над уровнем моря, что часто имеет место в Болгарии, Югославии, а также на окраине Среднедунайской равнины. В Крыму бук европейский распространен на высоте от 500 до 1300 м над уровнем моря, а отдельные его экземпляры выходят на Яйлу.

В чистых буковых лесах из-за создаваемой буком густой тени подлесок обычно отсутствует или представлен лишь тиссом и падубом; травяной покров также весьма беден — весной в буковых лесах появляются редкие эфемеры. Часто бук образует смешанные насаждения — растет вместе с грабом, дубом, черешней, кленом, явором и липой; в верхней горной зоне встречается вместе с пихтой и елью.

Бук восточный (F. orientalis) — величественное дерево, высотой до 50 м, с мощной шатровидной кроной, продолговато-эллиптическими заостренными к обоим концам листьями с 7—15 парами боковых жилок; от бука европейского отличается продолговатыми листьями и более широкими нижними придатками плюски. Бук восточный распространен на Кавказе, в Малой Азии, Северном Иране и Восточной Болгарии.

Ввиду того что этот вид связан переходными формами с буком европейским, его западную границу установить весьма трудно. Некоторые исследователи считают, что он распространен в Крыму и идет на запад до Греции в верхних поясах гор, в нижних поясах которых растет бук европейский. На Кавказе бук занимает почти половину всей площади, покрытой лесами. Он широко распространен на северных склонах Кавказа; в Закавказье характеризуется почти сплошным распространением, и только в верховьях отдельных рек уступает место хвойным. По Главному хребту идет от Черноморского побережья до восточной границы лесов (Шемаха), по Малому Кавказу идет на восток до реки Тертер, а на востоке снова обнаруживается в Талыше, уходя по предгорьям Эльбурса в Иран.

На Западном Кавказе бук растет почти от уровня моря, однако в других районах его кавказского ареала пояс собственно буковых лесов, где он образует чистые насаждения, простирается на высоте от 700 до 1200 м. Выше 1200 м к буку в значительной степени начинают примешиваться пихта и кавказская ель, однако верхняя граница его распространения — 2200—2300 м, где он входит в состав субальпийского криволесья в виде крупных кустов часто со стелющимися стволами.

Бук восточный более холодостоек, чем бук европейский. Он требователен к влажности воздуха и не может жить в районах, где относительная влажность падает ниже 70%. Лучшие бонитеты восточного бука приурочены к спокойному рельефу и глубоким почвам на высоте около 900—1000 м. Бук восточный обычно не заселяет мокрые почвы близ выхода грунтовых вод, недренированные впадины, размытые русла ручьев, на нижних террасах растет только при хорошем дренаже и недоступности для речных вод. Бук вынослив и к ограниченному запасу воды — может расти вместе с дубом на крутых южных склонах с мелкой почвой, однако здесь бук очень ветровален из-за поверхностной корневой системы. Возобновляется группами в просветленных местах леса — «в окнах» — при гибели деревьев; там быстро развиваются травяной покров и подлесок, необходимые буку на ранних стадиях развития, которые впоследствии гибнут при восстановлении полога букового леса.

Обычно в чистых буковых лесах подлесок отсутствует (мертвопокровные буковые леса), реже имеется редкий подлесок из боярышника, мушмулы, на Западном Кавказе — из рододендрона понтийского, рододендрона желтого, азалии, самшита, падуба, кавказской черники и папоротника орляка; травяной покров также весьма беден.

Бук американский, или *крупнолистный* (F. grandifolia), с хорошо выраженными изогнутыми зубцами на листьях, распространен в приатлантических районах Северной Америки и, с 550-мильным разрывом, в горах Центральной Мексики (var. mexicana), т. е. от зоны тайги на севере и почти до субтропических лесов на юге, на равнинах или чаще на возвышенностях по берегам рек. Он образует чистые леса или растет в смеси с березой, сахарным кленом, на юге — с липой, лириодендроном и другими древесными породами.

Из двух буков, распространенных в Японии, *бук городчатый* (F. crenata) весьма близок к буку восточному, отличаясь от последнего яйцевидными, сверху коротко заостренными листьями. Он встречается в верхней части лесной зоны до высоты 1600 м над уровнем моря (холодноумеренная зона) к югу от полуострова Осима острова Хоккайдо, где растет с пихтой, дубами, вязами, липой, кленом и калопанаксом; травяной покров в таких лесах часто заменяет мелкий бамбук саза, иногда служащий препятствием возобновлению бука. Другой бук, распространенный в Японии,— *бук японский* (F. japonica) — характеризуется длинными, выступающими из плюски орехами и короткими раздвоенными придатками плюски, сидящей на длинной тонкой голой ножке. Встречается в теплоумеренной зоне Японских островов до высоты 600 м над уровнем моря в сообществе с вечнозелеными дубами, кастанопсисом и другими широколиственными деревьями.

Остальные виды бука растут в горах Центрального и Южного Китая в умеренных зонах на высотах от 1000 до 2200 м над уровнем моря, а один вид — *бук Хаяты* (F. hayatae) — эндемичен для острова Тайвань.

Древесина бука, приобретающая после хранения (лежания) розовато-коричневый цвет и красивый рисунок, находит широкое применение. Ее используют для изготовления мебели, бочек, колес, в строительстве, внутренней отделке помещений (паркет, облицовка), в судостроении, для подводных сооружений. Из нее также изготовляют фанеру, музыкальные инструменты, ружейные ложа; годится она и для декоративного оформления радиоприемников и телевизоров. Древесину бука используют для получения древесного угля, уксуса и метилового спирта, ценится также и буковый деготь. Однако она малопригодна для наружных работ — на открытом воздухе легко разрушается грибами; в жаркое время года сырая древесина быстро портится, буреет, по ней распространяется мраморная гниль. Для устранения этих недостатков широко используется пропитка древесины различными химикатами. Возможна пропитка деревьев на корню органи-

ческими и неорганическими красителями для получения красивой текстуры древесины. При этом приобретается устойчивость к гниению и увеличивается предел прочности древесины.

Орехи, урожай которых может достигать 450 кг/га и до 8 кг с дерева, содержат 30—50% жира и до 30% белка; это излюбленный корм для кабанов и свиней. Из орехов получают светло-желтое, приятное на вкус масло, мало уступающее провансκому и используемое в пищевой промышленности и технике. Сырые орехи ядовиты из-за содержащегося в них алкалоида фагина, вызывающего головные боли у людей и выкидыши у коров. В вареном виде орехи используют в корм птице, а также крупному и мелкому рогатому скоту, но не пригодны в качестве корма для лошадей. Побеги бука представляют хороший корм для скота, годятся они и для силосования.

Виды *нотофагуса* (Nothofagus, рис. 154) — большие деревья, в благоприятных условиях влажности и температуры достигающие в высоту 40—50 м и в диаметре 1,5—2 м, часто с угловатым стволом, иногда имеющим контрфорсы у основания. Нотофагусы, растущие в горах,— небольшие деревья, образующие редколесья и кустарниковые заросли. Нотофагусы являются основными лесообразующими породами антарктической части Южной Америки (к югу от 33° южной широты) и прилегающих к ней южно-тихоокеанских субантарктических островов, Западной Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, Новой Каледонии и Новой Гвинеи (включая острова Д'Антркасто, Гуденаф, Норманби и Новая Британия), где растут почти от уровня моря (Новая Каледония) до границы вечных снегов в горах (карта 15). Всего насчитывается около 40 видов нотофагусов, из них половина растет в Новой Гвинее и Новой Каледонии, а остальные — в Южной Америке, Австралии и Новой Зеландии.

Побеги нотофагусов обычно округлые, у многих видов зигзагообразные, голые. Почки с крестообразно налегающими чешуями, в отличие от почек бука, короткие, притупленные, яйцевидные, с чешуями, расположенными в 4 четкие ортостихи.

У 6 листопадных видов секции нотофагус (Nothofagus), к которой относятся 7—8 южноамериканских видов и 1 тасманийский, листья мягкие, в почках согнутые вдоль боковых жилок, городчатые или зубчатые по краю. У вечнозеленых видов (секция калюспарассус — Caluspatassus) Австралии, Новой Зеландии и умеренной зоны Южной Америки листья кожистые, голые или в различной степени опушенные, цельнокрайние или мелкозубчатые по краю, усеяны смоляными железками. Новогвинейские вечнозеленые виды, выделяемые

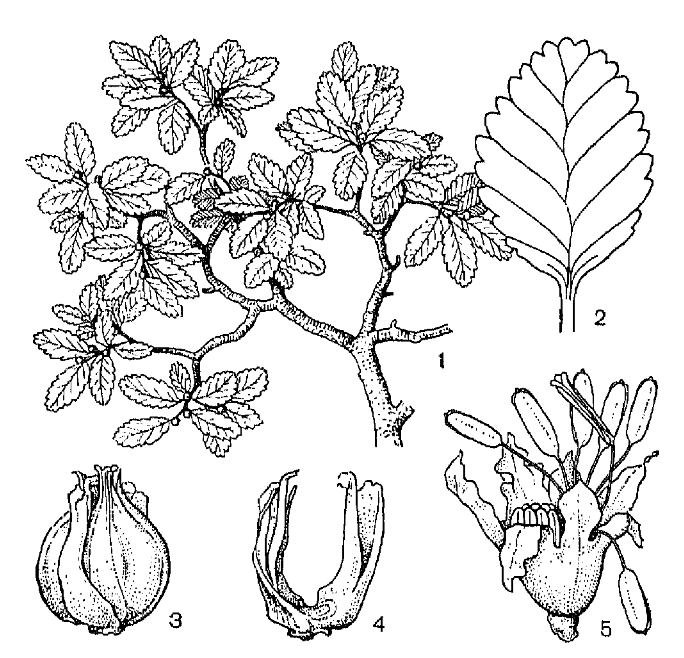


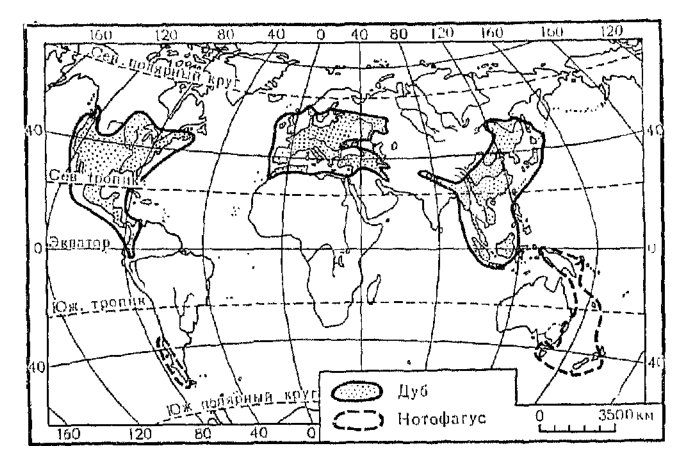
Рис. 154. Нотофагус карликовый (Nothofagus pumilio):

1 — побег с плодами; *2* — лист; *3* — плоды с плюской; *4* — плюска; *5* — мужской цветок.

иногда в особый род *трисингине* (Trisyngyne) вместе с новокаледонскими видами, отличаются от других нотофагусов крупными щитковидными прилистниками, усеянными, как и почечные чешуи, смоляными железками, и располагающимися на побеге в 4 хорошо выраженных ряда. Листья вечнозеленых видов согнуты в почках вдоль средней жилки верхней поверхностью внутрь; молодые листья новогвинейских видов покрыты толстой смолистой пленкой. На листьях листопадных видов иногда также присутствуют смоляные многоклеточные дермальные желёзки на одной или обеих сторонах.

Соцветия нотофагусов — 1—3(7)-цветковые дихазии, расположенные в пазухах листьев, причем мужские соцветия находятся обычно у основания, а женские — на вершине побега; иногда мужские и женские соцветия располагаются раздельно на различных побегах одного дерева. Мужские цветки на коротких изогнутых цветоножках, с колокольчатой или воронкообразной чашечкой, обычно с многолопастным или усеченным отгибом и 8—40 тычинками с линейно-продолговатыми остроконечными сверху, крупными (длиной 1—8 мм) пыльниками, прикрепленными к нитям своими основаниями. У нотофагусов чрезвычайно своеобразная пыльца с 4—7 экваториальными бороздовидными апертурами, отличающаяся от пыльцевых зерен других буковых.

Женские цветки в 1—3 (редко 7)-цветковых дихазиях на коротких ножках, в пазухах верх-



Карта 15. Ареалы родов дуб и нотофагус.

них листьев побега, окруженные плюской. Характерной особенностью нотофагусов, в отличие от буков, является присутствие в подавляющем большинстве случаев центрального (всегда двухмерного) цветка дихазия, ввиду чего прицветные листья первого порядка всегда развиты. Плюски нотофагусов очень разнообразны: 2-, 3- и чаще 4-створчатые, реже они редуцированы до коротких малозаметных придатков, скрытых в прицветниках, или отсутствуют. Обычно плюска снаружи покрыта кольцеобразно расположенными чешуевидными придатками — пластинками. Для плюсок антарктических видов особенно характерны стебельчатые железки, представляющие собой большие (длиной 0,5—2 мм) многоклеточные структуры на концах перисторазедельных пластинчатых придатков. Стеблевидная часть железки имеет морфологические черты модифицированного листового сегмента; головчатая железистая часть органа состоит из слоя столбчатых секреторных клеток эпидермального происхождения, окружающих губчатую сердцевину.

Чашечка женских цветков из 6 (у трехмерных), 4 (у двухмерных) мелких кожистых листочков, расположенных в 2 круга, иногда редуцирована.

В отличие от семязачатков всех остальных родов семейства виды нотофагуса имеют простой интегумент. Плод — обычно крылатый орех, сходный по внешней морфологии с орехом бука; эндокарпий, в отличие от последнего, голый.

Период цветения у нотофагусов Старого Света совпадает с влажным сезоном (октябрь — март), хотя сильные дожди не благоприятствуют опылению. Опыление продолжается 1—2 недели, после чего мужские цветки опадают и дерево создает иллюзию женского экземпляра, в результате чего некоторые виды долгое время считали двудомными. Опыление может происходить при переносе ветром не только пыльцы, но и цветков или даже целых дихазиев. Продукция пыльцы иногда столь значительна, что, например, в Новой Зеландии над нотофагусовым лесом в период цветения висит и передвигается облако, как в Европе над ржаным полем; ветреный климат океанических островов способствует дальнему ее разносу и образованию гибридов.

У нотофагусов, как и у бука, существуют ярко выраженные урожайные и неурожайные годы. Семена созревают приблизительно через полгода после опыления. Они меньше семян буков и только у немногих видов не уступают им по размерам и, по-видимому, съедобны. Новогвинейские виды производят мало плодов, и многие из них нежизнеспособны.

Сеянцы нотофагусов отличаются от сеянцев буков еще и присутствием на гипокотиле и краях семядолей железистых головчатых волосков.

Плоды новогвинейских и новокаледонских видов не выдерживают контакта с морской водой и не могут поэтому переноситься ею (кроме того, они тонут в воде); распространение плодов происходит орехоядными птицами, ветром, ручьями на небольшое расстояние; вообще семенное возобновление нотофагусовых лесов в этом районе происходит очень медленно. После пожаров обычно не появляется прикорневой поросли, однако поваленные деревья в сырых мшистых лесах дают вертикальные укореняющиеся побеги. Эктомикориза играет существенную роль в минеральном питании нотофагусов; возможно, благодаря ей они способны поддерживать свое доминирование в лесах.

По склонам Анд (Чили, Патагония) и прилегающим к Чили островам нотофагус распространен в полосе от 33 до 56° южной широты и до восточного побережья Огненной Земли в умеренно теплой и холодной зонах с годовым количеством осадков 500—2000 мм, среднегодовыми температурами +5...+13 °С и слабым различием летних и зимних температур; виды этого рода являются весьма обычными эдификаторами холодных, вечно сырых мшистых лесов, которые ввиду зимнезелености многих видов имеют одинаковый облик во все времена года.

Самый северный вид — *нотофагус косой* (N. obliqua) — ранее являлся одним из наиболее распространенных деревьев в девственных лесах, прежде покрывавших склоны Анд на широте около 35° южной широты. Это высокое листопадное дерево с дважды зубчатыми листьями, встречающееся в Чили к югу от реки Мауле обычно в сообществе с *нотофагусом Домбе* (N. dombei), причем эти 2 вида дают основной строевой лес Чили. В горных лесах

в окрестностях вулкана Чильян (37° южной широты) нотофагус косой поднимается до высоты 1500 м, а на бо́льших высотах сменяется также листопадными *нотофагусом антарктическим* (N. antarctica) и *нотофагусом карликовым* (N. pumilio, рис. 154). Нотофагус антарктический, по-видимому, самый широко распространенный высокогорный вид, встречающийся как на чилийской, так и на аргентинской стороне Анд от 38° южной широты до Магелланова пролива и Огненной Земли. На Огненной Земле он доминирует в восточной, более сухой части острова; в других местах растет в верхней лесной зоне, обычно в сообществе с араукарией на высоте до 1100 м над уровнем моря. Замечательно, что ареалы родов нотофагус и араукария в значительной мере совпадают как в Старом, так и в Новом Свете. В альпийской зоне — у вечных снегов — нотофагус антарктический представлен карликовой формой и растет там вместе с барбарисом, дримисом, пильгеродендроном.

Листопадный вид нотофагус карликовый, имеющий сильно редуцированные женские дихазии, мелкие, почти округлые, тупые листья с двойными зубцами и распростертый ствол с восходящими ветвями и бородавчатыми веточками, распространен в районе Магелланова пролива в горах на границе вечных снегов.

К югу от широты острова Чилоэ нотофагус замещает многие виды деревьев, хотя на крайнем юге Огненной Земли и на более южных островах он редко поднимается на значительные высоты. В районах, прилегающих к Магелланову проливу, почти единственным источником топлива служит древесина *нотофагуса березовидного* (N. betuloides). В благоприятных условиях это большое дерево со стволом в окружности до 6,5 м; нотофагус березовидный обладает мелкими (длиной до 1,5 см), вечнозелеными, эллиптическими, тупыми, городчатозубчатыми, толстыми листьями, снизу покрытыми точечными смоляными желёзками, напоминающими листья антарктической березы. На Огненной Земле это главная лесообразующая порода, однако там нотофагус березовидный растет корявым деревом с расставленными сильно искривленными сучьями.

Нотофагус образует большие леса во многих районах Южного острова и южной части Северного острова Новой Зеландии. Он встречается на различных высотах — почти от уровня моря и до вершин гор как во влажных, так и в сухих местах, образуя густые леса и заросли, почти без подлеска. В горах Северного острова до высоты 1150 м распространен вечнозеленый *нотофагус бурый* (N. fusca) — высокое дерево (до 30 м) со стволом, достигающим в окружности 10 м; листья у него кожистые, колючезубчатые, имеющие по 5—6 пар жилок; на вершинах гор и в других неблагоприятных условиях растет в виде мелкого кустарника. Этот вид является аналогом нотофагуса березовидного Огненной Земли.

В горных районах Австралии и острова Тасмания распространены *нотофагус Каннингема* (N. cunninghamii) и *нотофагус Гунна* (N. gunnii). Первый из них — густо облиственное склерофилльное дерево с вечнозелеными треугольными мелкими листьями, снабженными 3—4 парами боковых жилок, идущих в зубцы. В верхнем горном поясе острова Тасмания и в горах Юго-Восточной Австралии этот вид образует густые, обычно невысокие, кустарниковые заросли. Второй вид в горах Тасмании образует непроходимые заросли на высотах 1450—1625 м над уровнем моря, ввиду того что его ветви обычно изогнуты под давлением массы выпадающего там снега. Севернее 28° южной широты в Австралии (Квинсленд и Новый Южный Уэльс) встречается *нотофагус Мура* (N. moorei). Это вечнозеленое дерево, стволы которого обычно густо покрыты эпифитами, доминирует в местных лесах, успешно конкурируя с эвкалиптами.

На островах Новая Каледония и Новая Гвинея (вместе с прилегающими островами Д'Антркасто и Новая Британия) растет около 20 видов вечнозеленых нотофагусов с двухраздельной плюской (подсекция Bipartitae). Виды этой подсекции иногда выделяют в особый род *трисингине* (Trisyngyne).

В горных дождевых лесах Новой Гвинеи виды нотофагуса встречаются на высотах от 1000 до 3100 м над уровнем моря, немногие из них растут и в более низких поясах гор. На высотах 1500—3000 м виды нотофагуса являются доминантами буко-лаврового мшистого леса, включающего в качестве важнейших компонентов также кастанопсис, литокарпус, араукарию, либоцедрус, эвгению, подокарп, энгельхардию и др. Пять новокаледонских видов этой секции в противоположность высокогорным новогвинейским часто растут в низменных участках острова на высотах 150—250 м над уровнем моря, хотя распространены и в горных лесах до высоты 1350 м. На верхней границе распространения новогвинейские и новокаледонские виды, подобно новозеландским и южноамериканским родственникам, часто становятся карликовыми деревьями и даже кустарниками.

Древесина нотофагуса по механическим свойствам похожа на древесину бука. Поэтому в странах южного полушария она находит аналогичное применение и используется в строительстве, в экипажном производстве, для изготовления мебели, фанеры, для получения древесного угля, после импрегнации годится для телеграфных столбов, железнодо-

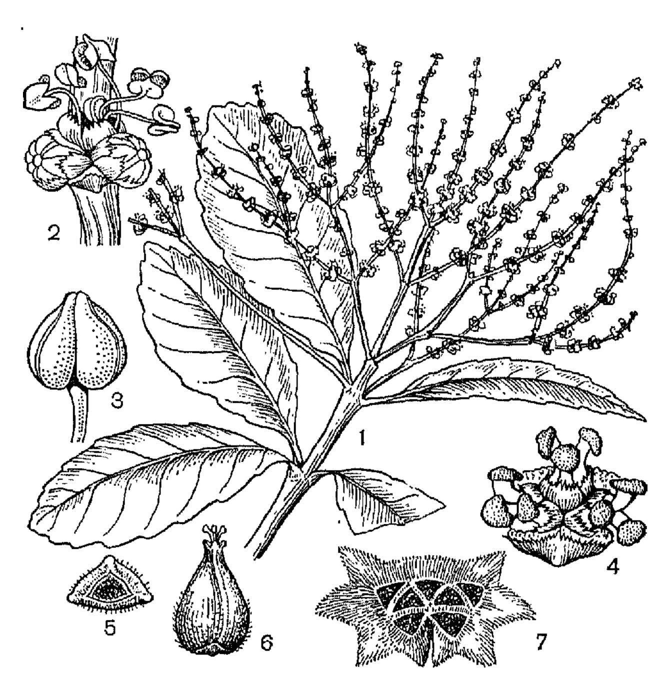


Рис. 155. Тригонобаланус мутовчатый (Trigonobalanus verticillata):

1 — побег с мужскими соцветиями; *2* — мужской дихазий; *3* — тычинка; *4* — женский дихазий; *5—6* — плод (вид снизу и сбоку); *7* — плюска с рубцами от 7 орехов.

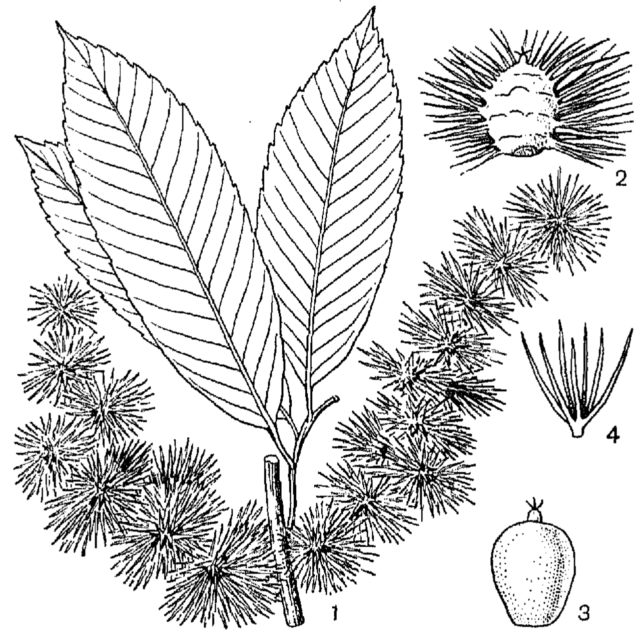


Рис. 156. Кастанопсис хобойский (Castanopsis choboensis):

1 — часть побега с плодами; *2* — плюска; *3* — орех; *4* — шип плюски.

рожных шпал и т. д. Древесина некоторых видов благодаря красивой текстуре и цвету используется краснодеревцами. Древесина нотофагуса косого устойчива к воздействию влажного климата и без пропитки может применяться для строительства мостов и изготовления шпал. В Новой Гвинее папуасы используют некоторые виды в качестве орнаментального дерева, высаживая их на фермах, вдоль дорог и садов. Виды нотофагусов успешно культивируются в Европе, главным образом в Великобритании.

Замечательный род *тригонобаланус* (Trigonobalanus, рис. 155), впервые обнаруженный сравнительно недавно в джунглях горы Кинабалу на северо-востоке острова Калимантан, обладает наиболее примитивным в семействе строением женского дихазия и плюски и в полной мере, несмотря на некоторые черты специализации других структур, может быть назван живым ископаемым. В настоящее время известны только 3 вида этого рода: *тригонобаланус мутовчатый* (T. verticillata, рис. 155), растущий на юге полуострова Малакка, севере острова Калимантан и на острове Сулавеси, и *тригонобаланус дойчангский* (T. doichangensis), произрастающий на севере Таиланда. Недавно третий вид был открыт в тропической Америке. Крупные экземпляры тригонобалануса мутовчатого внешне по форме кроны похожи на старые подстриженные буки.

Если у тригонобалануса дойчангского имеется очередное листорасположение, то у тригонобалануса мутовчатого мы встречаемся с четко выраженным мутовчатым, неизвестным доселе ни у одного представителя семейства: волнистозубчатые листья этого вида длиной 5—10 см и шириной 3—4 см, с 6—8 парами боковых жилок образуют мутовку из 3 листьев, с попарно сросшимися в каждом секторе прилистниками.

Тригонобаланус мутовчатый растет в среднегорном (субтропическом) поясе полуострова Малакка, островов Калимантан и Сулавеси (дождевой горный лес) на высотах 850—1500 м над уровнем моря. Тригонобаланус дойчангский известен только из северных районов Таиланда (провинция Чиангмай), где является обычным деревом в среднегорной зоне на высотах 1200—1765 м над уровнем моря.

Почти все виды рода *кастанопсис* (Castanopsis, рис. 156) — вечнозеленые деревья высотой до 40 м, в неблагоприятных условиях — кустарники, распространенные, за исключением одного калифорнийского вида, в Восточной и Юго-Восточной Азии от Гималаев до Японии, от северной половины острова Хонсю до Новой Гвинеи, главным образом в тропических, субтропических и реже в теплоумеренных поясах гор; в последних двух зонах очень часто являются основными лесообразующими породами. В роде насчитывается около 120 видов.

Листья кастанопсисов кожистые, зубчатые или цельнокрайние. Верхушечные почки на побегах обычно имеются. Соцветия кастанопсисов прямостоячие, колосовидные или в метельчатых пучках, обычно однополые; мужские — более длинные, расположены в пазухах листьев ниже более коротких и толстых женских соцветий. Мужские цветки в 1—3-цветковых дихазиях, с мелкой 3-членной 2-круговой чашечкой со сросшимися у основания чашелистиками; тычинок 6—12, с длинными нитями и почти шаровидными или яйцевидными пыльниками, подвижно прикрепленными к нити спинкой, с полушаровидным пистоллодием в центре. Пыльцевые зерна сходны с пыльцой литокарпусов, мелкие, шаровидные или эллипсоидальные, без резко выраженных особенностей скульптуры. Женские цветки в 1—3-цветковых дихазиях, окружены 2—4-створчатыми плюсками разнообразной формы, с кувшинчатыми 2-рядными 3-членными чашечками, доли которых срастаются у основания, оставляя свободным 6-лопастный короткий отгиб. Часто имеется 6 стаминодиев, противостоящих долям чашечки. Плюска обычно асимметричная, молодая закрытая, полностью скрывающая дихазий, так что снаружи торчат только рыльца, при созревании раскрывающаяся или вообще незамкнутая. Она покрыта колючками, шипами, поперечными гребнями, бугорками, чешуйками. У большинства видов плюска четырехстворчатая, покрытая шипами, содержит 3, иногда 1—2 ореха. У более продвинутых видов 2 или 4 створки плюски полностью срастаются и не раскрываются при созревании плодов по швам. У ряда видов плюска почти полностью срастается с содержащимся в ней одиночным орехом.

Некоторые особенности представляет плюска североамериканского *кастанопсиса золотистолистного* (C. chrysophylla), иногда выделяемого в особый монотипный род *хризолепис* (Chrysolepis). Это дерево высотой 20—30 м, с вечнозелеными продолговато-ланцетными листьями, покрытыми снизу рыжеватыми чешуйчатыми волосками, и обоеполыми соцветиями, обитающее на сухих песчаных и скалистых почвах в долинах и на склонах каньонов в области произрастания секвойи. Плюска этого специализированного вида (или рода), внешне (когда покрыта шипами) очень похожая на плюски других кастанопсисов, имеет свободные сегменты, что, однако, нельзя в данном случае рассматривать как примитивный признак. Орехи кастанопсисов созревают на первом или втором году после опыления.

В систематическом отношении род кастанопсис разделяется на несколько секций. Наиболее богатая видами секция кастанопсис (Castanopsis) со свободными (не сросшимися со стенками плюски) орехами и плюсками, покрытыми со всех сторон, кроме адаксиальной, иглами, как у каштана. Сюда относятся наиболее известные виды — *кастанопсис индийский* (C. indica), *кастанопсис серебристый* (C. argentata), *кастанопсис Делавэ* (C. delavayi) и многие другие.

Кастанопсис индийский — дерево высотой до 30 м и диаметром ствола до 90 см, с крупными (длиной до 24 см), кожистыми, обратнояйцевидными, острозубчатыми листьями; плюски округлые, диаметром 2—4 см, с длинными густыми иглами, занимающими почти всю их поверхность. Кастанопсис индийский растет в субтропических и теплоумеренных районах Гималаев (от Непала до Бирмы), в горах Южного Китая (от Юньнаня до острова Хайнань), на острове Тайвань, в Таиланде и Вьетнаме, образуя густые заросли на красных и глинистых почвах. Быстро растущее дерево с красноватой или коричневой древесиной, прочной, плотной и гибкой, которая широко используется для строительства и всевозможных поделок, хорошо сохраняется в воде и поэтому применяется для сооружения свайных построек. Древесина почти не разрушается термитами. Кора содержит танины. Плоды, урожай которых почти всегда очень обилен, вполне съедобны.

На плодородных вулканических почвах островов Ява, Калимантан, Суматра, на полуострове Малакка, в Бирме и Ассаме часто встречается кастанопсис серебристый — дерево высотой до 25 м, с серебристыми снизу, тонкокожистыми, эллиптическими, оттянутыми к верхушке и к основанию листьями и шаровидными шиповатыми плюсками диаметром около 3 см, содержащими по 3 ореха. На Яве это дерево цветет в августе — октябре и плодоносит в декабре — январе. Древесина широко используется особенно в густонаселенных районах на западе Явы для построек, плоды съедобны.

Хорошую строительную древесину и съедобные плоды дает кастанопсис Делавэ, растущий в горных лесах Западного Китая не выше 2400 м большими зарослями, в благоприятных условиях достигает в высоту 25 м, но часто встречается в виде кустарника с голой черной или пепельно-серой корой и жесткими, тупыми, мелкозубчатыми, широкоэллиптическими листьями, беловато-серебристыми снизу. Имеет асимметричную плюску диаметром около 2 см, с одним орехом, обычно с 4 концентрическими линиями и редко расставленными по ней острыми шиловидными колючками, срастающимися у основания.

Виды секции псевдопасания (Pseudopasania) характеризуются тонкостенными плюсками без длинных шипов, покрытыми волнистыми рядами чешуек или бугорков, и обычно с одним свободным орехом.

В Восточных Гималаях, в горах Ассама, Бирмы и Лаоса широко распространен *кастанопсис ланцетолистный* (C. lancifolia) — маленькое дерево с цельнокрайними ланцетными, заостренными у верхушки, слегка рыжеватыми от опушения снизу листьями и очень твердой древесиной. Плюска полностью закрывает орех, при созревании которого разрывается на верхушке неправильными долями.

Самый северный вид рода — *кастанопсис длинноостроконечный* (C. cuspidata) — встречается как в диком виде, так и в культуре в Японии (острова Хонсю и Кюсю), Корее, Китае (провинции Цзянси, Цзянсу, Гуандун), на острове Тайвань. Это невысокое (10—25 м) дерево с гладкой коричневой корой и кожистыми яйцевидно-ланцетными заостренными листьями. Плюска этого вида слегка асимметрична, при созревании плодов открывается 2—4 створками. Плоды съедобны; их едят жареными во время религиозных праздников, а также используют для лечебных целей; кору применяют для окраски тканей и ниток.

У видов секции каллеокарпус (Calleocarpus) плюска очень толстая, в значительной степени, а иногда и полностью сросшаяся с перикарпием ореха, снаружи несет иглы или, чаще, шиповатые или чешуйчатые волнистые кольца. Орех с очень большим рубцом (иногда рубец покрывает весь плод).

В тропических лесах Суматры, Калимантана, полуострова Малакка, Филиппин встречается *кастанопсис гладкоплодный* (C. inermis) — дерево высотой до 30 м, с очень жесткими, яйцевидными, коротко заостренными на верхушке, серебристыми или рыжеватыми снизу листьями, грушевидной 2—3-лопастной плюской с 3—5 рядами гребней, образованных короткими пирамидальными буграми. Плюска содержит от 1 до 3 плодов, причем средний — самый мелкий и трехгранный. Древесина прочная, светло-коричневая, горьковатая на вкус, с мышиным запахом.

Род *каштан* (Castanea) является северной ветвью секции кастанопсис рода кастанопсис и весьма близок к последнему роду; некоторые авторы и в настоящее время объединяют оба эти рода в один. Действительно, нет ни одного вполне устойчивого и существенного признака (по-видимому, кроме летнезелености многих каштанов), который был бы характерен только для этого рода, однако можно выделить ряд тех, которые преобладают у каштана и менее часто встречаются у кастанопсиса. Это, помимо вышеупомянутой летнезелености, присутствие у него обоеполых соцветий, 6—9-гнездной завязи, симметричность плюски.

Каштаны — большие, высотой до 35 м, листопадные деревья или кустарники, иногда это карликовые кустарники высотой до 30 см. Около 11—12 морфологически довольно близких и иногда трудноразличимых видов каштана распространены, как и виды бука, в Средиземноморье, на Кавказе, в Восточных Гималаях, Восточной Азии и приатлантической Северной Америке.

Верхушечная почка отсутствует. Листья эллиптические, острозубчатые, с многочисленными параллельными боковыми жилками, покрыты снизу микроскопическими головчатыми железками, с парой опадающих прилистников. Цветки в колосовидных соцветиях. Мужские цветки на жестких прямостоячих осях в 3—7-цветковых дихазиях, с 6—20 тычинками; строение пыльников и пыльцевых зерен сходно с таковым у кастанопсиса. Женские дихазии по 1—3 в основании обоеполых соцветий. Плюска у каштана, в отличие от кастанопсиса, появляется уже во время цветения, вполне развитая, покрытая, за исключением шовных зон, только ветвистыми шипами, при созревании плодов раскрывается 4 или 2 створками. Плоды — орехи (каштаны) яйцевидной формы, иногда деформированные благодаря сжатию в плюске, с тонким сухим околоплодником и широким плодовым рубцом при основании (рис. 157).

Время цветения европейско-кавказского *каштана настоящего*, или *посевного* (C. sativa, табл. 40), зависит от высоты местности и происходит с конца мая до начала июля; у американского каштана зубчатого —с конца июня до начала июля; у американского каштана карликового — с конца мая до конца июня. Мужские соцветия опадают сразу после отцветания, но у обоеполых соцветий мужская часть остается до полного созревания плодов. Каштаны, как и прочие роды семейства,— растения однодомные, но, как исключение, встречаются экземпляры с соцветиями только одного пола. Такие деревья могут давать плоды, если по соседству имеются экземпляры с цветками противоположного пола.

Последовательность функционирования полов каштана посевного бывает различной: одни деревья являются протандричными, другие— протогиничными, и пыльца последних служит для опыления первых, и наоборот. Цветки американского каштана зубчатого обнаруживают двойную дихогамию: нижние соцветия цветоносных побегов с мужскими цветками развиваются первыми, а женские цветки у основания более молодых соцветий, расположенных выше на цветоносном побеге, цветут в следующую очередь, а еще позже наступает цветение другой партии мужских цветков, расположенных на тех же обоеполых соцветиях. Одни авторы считают, что функцию опыления вы-

полняют позднораспускающиеся цветки второго поколения, другие, а это более вероятно, что рано раскрывающиеся мужские цветки доставляют пыльцу для рано созревших женских, позднее — для запоздавших в своем развитии.

Иногда одиночно стоящие деревья оказываются бесплодными, требуя, по-видимому, для оплодотворения перекрестного опыления. Исключение составляет лишь низкорослый американский каштан карликовый, он может размножаться и партеногенетически, т. е. развивать нормальные плоды без всякого опыления.

Несмотря на обилие производимой каштаном пыльцы, он, по-видимому, является более энтомофильным, чем анемофильным растением, о чем свидетельствует небольшая, в виде маленькой точки, поверхность слегка клейкого рыльца и большое количество насекомых, посещающих его ароматные соцветия,— пчел, мелких мух, жесткокрылых, в основном потребляющих его пыльцу. Пчелы в каштановом лесу собирают много меда, несмотря на небольшое количество нектара, выделяемого мужскими цветками.

Период созревания плодов у каштана посевного продолжается с конца сентября до середины ноября, у каштана зубчатого — с конца августа до начала сентября, у каштана карликового — с конца сентября до конца октября. При созревании плодов орехи обычно выпадают из треснувшей плюски, но иногда опадают в плюсках или даже с осями соцветий. Прорастают орехи весной или в начале лета.

На корнях каштана, как и на корнях других буковых, имеется эктомикориза. Каштан настоящий плодоносит с 15—40-летнего возраста, зубчатый — с 20-летнего, а карликовый начинает давать плоды уже с 2—4-летнего возраста. Полноценное плодоношение каштана настоящего наступает обычно в возрасте 60 лет, причем обильные урожаи наблюдаются каждые 2—5 лет в зависимости от условий обитания.

Каштаны часто достигают огромных размеров и доживают до 1000 лет и более: были описаны деревья до 26 м в окружности. Знаменитый каштан Этны, состоявший из 5 стволов, имел 64 м в окружности и возраст около 3000 лет.

На Кавказе большие деревья каштана достигают в высоту 35 м и в диаметре 2 м, их возраст в среднем 200—300 лет; изредка в горных лесничествах Краснодарского края встречаются экземпляры диаметром до 2,5 м, возраст которых составляет 600—800 лет. Вполне здоровыми деревья бывают, однако, лет до 100, после чего их сердцевина начинает гнить и появляются дупла.

Каштаны сильно страдают от грибковых заболеваний, самым страшным из которых является завезенная в Америку из Китая в начале XX в. болезнь коры и ствола, вызываемая грибком Endothia parasitica. Этот грибок уничтожил почти все насаждения американского каштана зубчатого.

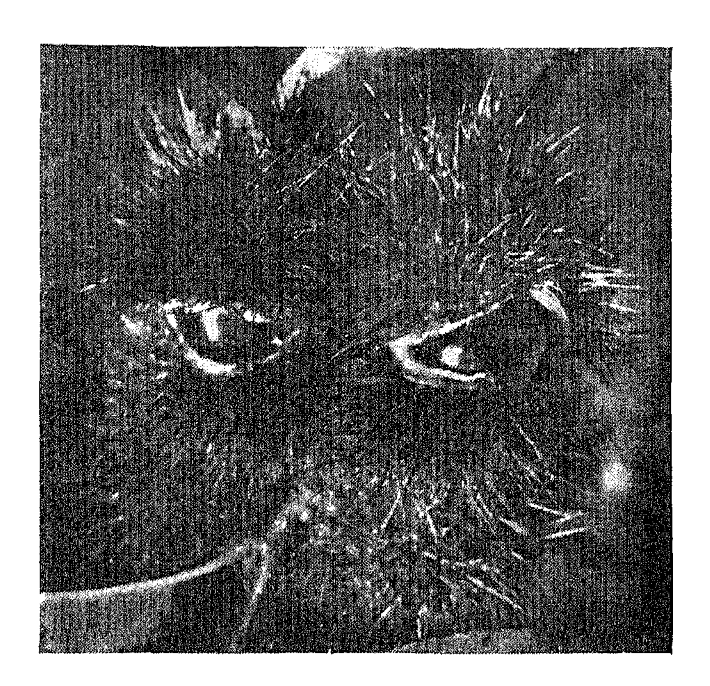


Рис. 157. Плоды каштана настоящего (Castanea sativa).

Для нормального развития каштан требует непрерывной теплой погоды, но не выносит сильной жары и длительной засухи. Цветение каштана происходит при наступлении устойчивой температуры +15...+18 °С, а для полного созревания плодов средняя температура сентября должна быть около +15 °С, а октября — около +9 °С.

Северной границей произрастания каштана настоящего, где он еще плодоносит, считают изотерму января —1°, которая в Европе проходит через Шербур, Руан, Реймс, Франкфурт-на-Майне, Прагу, Краков, Львов, Киев. В Европе каштан посевной не выносит длительного понижения температуры ниже —15 °С, но на Кавказе он несколько более холодостоек — прекрасно развивается на Сурамском хребте, где температура падает ниже —16 °С, а в Краснодарском крае переносит кратковременные морозы до —25 °С. Японский каштан городчатый выдерживает еще более сильные морозы, нормально развиваясь на юге острова Хоккайдо. Наиболее морозостойким является американский каштан зубчатый, выдерживающий морозы до —27 °С.

Кроме тепла, каштан требователен к влажности воздуха и почвы, лучше всего он развивается в областях, где выпадает не менее 1000 мм

осадков и относительная влажность воздуха достигает 60—70%; большее количество осадков не приносит каштану вреда.

Обычно каштан избегает известковых почв, а также плотных глинистых, болотистых или кислых, встречаясь на почвах, образованных на гранитах, гнейсах, порфирах, сланцах и песчаниках.

Каштан представляет относительно теневыносливую породу, занимая среднее положение между дубом и буком. Обычно каштан приурочен к склонам затененных румбов и избегает сильно освещенных.

Благодаря хорошо развитой и глубоко идущей корневой системе каштан хорошо противостоит ветровалу, но избегает открытых мест из-за того, что сильно страдает от иссушающих ветров, которые особенно вредят ему во время цветения.

В большинстве местообитаний каштан растет вместе с буком, грабом, дубом, ясенем, ольхой, пихтой. При произрастании вместе с буком быстрый рост каштана в первые годы позволяет ему обогнать бук, который служит ему хорошим подгоном, но в дальнейшем бук может сменить каштан, темп роста которого сильно замедляется к 50 годам, если не будет каких-либо благоприятствующих каштану условий.

Каштан посевной — дерево высотой до 35 м, с огромной шатровидной кроной, с крупными опушенными остроконечно-зубчатыми листьями и плюской, содержащей 3 ореха, раскалывающейся четырьмя створками при их созревании. Он распространен по всей Южной Европе и Средиземноморью, растет в Западном Закавказье и по южным склонам Главного Кавказского хребта. В Средней и Северной Европе широко культивируется, но не плодоносит; самое северное место произрастания — в Норвегии (63° северной широты), где он растет в виде крупных кустов. Очень давно культивируется в Европе, где поэтому трудно точно установить его естественный ареал. В Испании и Португалии вместе с дубом и буком образует большие леса, поднимаясь в горы до высоты 1600 м над уровнем моря. В Италии каштан очень обилен: на юге этой страны и на юге острова Сицилия он поднимается в горы до высоты 1200—1500 м над уровнем моря. В Средней Европе каштан растет обычно на равнинах, в более южных районах постепенно поднимаясь в горы.

Древесина каштана настоящего внешне похожа на древесину дуба, но менее темная, не темнеет от контакта с воздухом, эластичная, средней твердости, прочная, с красивым рисунком, но легко колется. Ее используют для строительства домов, производства мебели, внутренней отделки помещений, в экипажном деле, в судостроении (мачты); особенно ценятся каштановые винные бочки — ввиду своей непроницаемости каштановая клепка прекрасно сохраняет вино от испарения, а также не вносит в него посторонних примесей. Молодая поросль и тонкие ветки идут на изготовление плетеных изделий, низкоствольник — на шесты для хмеля и тычины для винограда. Молодые побеги и листья являются хорошей добавкой в корм животным. Древесина содержит много танинов. Плоды каштана играют значительную роль в питании населения большинства стран Южной Европы, а в некоторых местностях (остров Корсика) фактически заменяют хлеб. Плоды каштана используют в пищу сырыми, вареными, печеными, жареными. Из сушеных каштанов приготовляют муку, по питательности почти не уступающую пшеничной; обычно ее подмешивают к пшеничной, ржаной или кукурузной муке для выпечки хлеба и лепешек. Значительный процент каштанов используется в кондитерском деле, где они являются составной частью пирожных, тортов, пирогов и начинок для конфет. Поджаренные каштаны употребляют как суррогат кофе. В тех местах, где каштаны находятся в изобилии, они служат для откорма домашней птицы и животных.

В Западной Европе существует до 500 сортов каштанов, многие из которых были завезены туда еще 2000 лет назад из Малой Азии. Сорта каштанов сильно различаются по величине плодов, их массе, содержанию сахаров, толщине кожуры, химическому составу. Если обычные сорта каштанов содержат в плюске по 2—4 сравнительно небольших ореха, то марроны — улучшенные сорта — имеют по 1—2 очень крупных ореха хорошего вкуса. Деревья, производящие марроны, более требовательны к почве, менее урожайны и имеют древесину худшего качества, чем ординарные сорта. Орехи лучших сортов марронов достигают в диаметре 4 см.

Американский *каштан зубчатый* (C. dentata, рис. 158) — дерево высотой до 35 м, с голыми зубчатыми листьями, имеющими клиновидные основания. Этот вид образовывал большие леса в горах и на равнинах востока США — от штата Мэн (43° северной широты) и южных берегов озера Онтарио до Миссисипи, Луизианы, Алабамы, где он рос на высоте 400—1200 м над уровнем моря. До инвазии Endothia parasitica эти леса составляли около $^1/_{10}$ всех лесов США. В настоящее время вид сохранился только в виде поросли в отдельных отмирающих древостоях, древесина которых сейчас используется только для производства дубителей.

Японский *каштан городчатый* (C. crenata) — небольшое дерево, высотой до 15 м, с ланцетными тонкозубчатыми листьями; плюски с почти голыми колючками длиной до 3—5 см содержат

по 3 ореха. Растет в Восточном Китае и Японии на островах Кюсю и Хонсю: на юге — в диапазоне высот 500—1500 м, в северных районах Хонсю — на высоте 200 м над уровнем моря. Наилучший рост этого вида наблюдается в теплоумеренной зоне и переходной к холодноумеренной. Холодостоек, выносит сильные морозы (—25 °C), устойчив к грибковым заболеваниям. В Японии имеется около 100 сортов, среди которых самые крупноплодные каштаны в мире (масса одного плода около 80 г, диаметр 6 см), широко экспортируемые в США.

Китайский *каштан мягчайший* (C. mollissima) — дерево средней величины (высотой до 20 м), с белоопушенными снизу крупнозубчатыми листьями, шелковистоопушенной плюской и крупными орехами, диаметром 2—3 см. Распространен от Восточных Гималаев до Корейского полуострова и острова Тайвань. Китайцы длительное время культивируют этот вид, выведен ряд ценных крупноплодных сортов с высокими вкусовыми качествами. Во многих китайских городах, окруженных каштановыми насаждениями, продается большое количество плодов этого каштана, играющих важную роль в питании населения. Каштан мягчайший широко культивируется также в Корее, на Филиппинах, в Индии, Индокитае, Европе (Франция) и Северной Америке.

Кроме этого вида, в Китае встречаются еще 2 вида каштана: *каштан Сегю* (C. seguinii) — низкий кустарник (или небольшое дерево), распространенный в восточных и центральных районах на высоте 1000—1600 м над уровнем моря, и единственный представитель особой секции гипокастанон (Hypocastanon) — *каштан Генри* (C. henryi) — дерево высотой около 25 м, весьма обычное в горных широколиственных лесах центральных и западных провинций. У этого каштана мелкие, но съедобные плоды и очень хорошая древесина.

На юге США растет несколько видов кустарниковых каштанов, принадлежащих к особой секции баланокастанон (Balanocastanon) с одноцветковыми женскими дихазиями. Плюска этих видов раскрывается 2 створками и содержит только 1 орех. От видов рода кастанопсис они отличаются только симметрией плюски и летнезеленостью.

Каштан карликовый (C. pumila) — кустарник высотой 1—2 м, в благоприятных условиях достигающий размеров маленького дерева с беловато-войлочными снизу, грубозубчатыми, продолговато-эллиптическими листьями. Плоды этого вида размером с лесной орех имеют приятный вкус. Растет на востоке США от Пенсильвании до Флориды. Холодостойкий вид, устойчив к грибковым заболеваниям. Древесина крупных экземпляров прочная, тяжелая, не

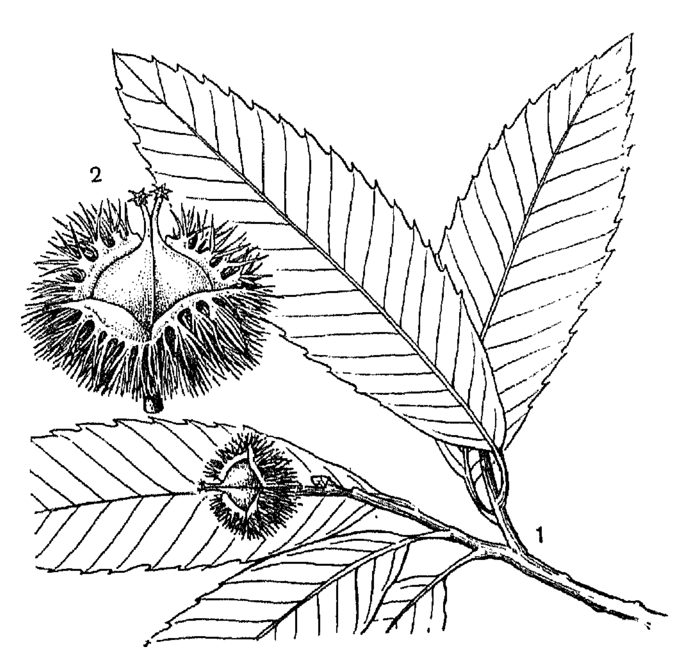


Рис. 158. Каштан зубчатый (Castanea dentata):
1 — побег с плодами; 2 — плюска с орехами.

гниющая в контакте с водой, высоко ценится в США.

Каштан ольхолистный (C. alnifolia) — один из самых мелких представителей семейства, как правило, кустарник высотой до 30 см и даже в благоприятных условиях не превышает 1 м. Распространяется с помощью подземных столонов. Встречается на Атлантическом побережье США (Луизиана, Миссисипи, Алабама, Флорида, Джорджия, Южная Каролина) на песчаных холмах.

Точно так же как виды каштана — производные типовой секции рода кастанопсис, виды рода *литокарпус* (Lithocarpus, рис. 159) произошли непосредственно от его секции псевдопазания. Вечнозеленые деревья средних размеров, немногие из которых достигают значительной высоты (до 45 м), реже — кустарники высотой 1—3 м, обычно с глубоко идущим и разветвляющимся стержневым корнем. Около 250 видов литокарпусов распространены в тропических, субтропических, реже в умеренных широтах Гималаев, Восточной Азии и горных поясах Юго-Восточной Азии — от уровня моря до высоты 3000 м (от Непала до Корейского полуострова, Японии, острова Тайвань, Индокитая, Филиппин и Новой Гвинеи; один вид *литокарпус густоцветковый* — L. densiflora — на западе США). Многие виды являются важными компонентами горных дождевых дубово-лавровых лесов.

Листья литокарпусов толстые, кожистые, цельнокрайние или мелкозубчатые, средних

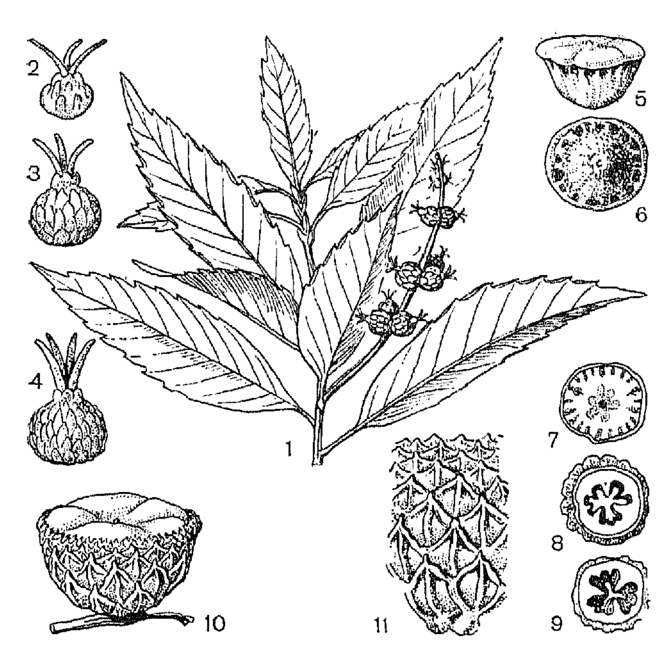


Рис. 159. Литокарпус полушаровидный (Lithocarpus hemisphaericus):

1 — побег с женским соцветием; *2—4* — женские цветки; *5—6* — желудь; *7—9* — поперечные разрезы желудя; *10* — желудь с плюской; *11* — чешуи плюски.

размеров, но иногда очень большие (у некоторых видов до 35—45 см), всегда с развитыми черешками, у крупнолистных форм иногда очень толстыми (до 8 мм). Цветки развиваются на жестких вертикальных или косо-вверх торчащих специализированных побегах, выходящих из пазух верхних листьев вегетативных побегов. Имеются 4 типа соцветий — мужские (в нижней части побега), женские, обоеполые (с женскими цветками у основания, мужскими — у верхушки) и смешанные (мужские цветки располагаются поочередно на оси); у большинства видов наблюдается сочетание обоеполых (верхних) и мужских (нижних) соцветий. Мужские цветки одиночные или чаще собраны в 3—24-цветковые дихазиальные группы, с 6—12 тычинками на удлиненных нитях, пыльники прикреплены к нитям спинками, с рудиментарным гинецеем (иногда даже с 3 нефункционирующими столбиками). Женские дихазии одноцветковые, являются продуктом редукции многоцветковых дихазиев кастанопсиса, но, в свою очередь, у многих видов они собраны в дихазиальные группы высшего порядка (по 2—24) и имеют соответствующие прицветники. Женские цветки похожи на таковые кастанопсиса — с 3-членным 2-круговым околоцветником, доли которого, в отличие от околоцветника кастанопсиса, не мягкие и мясистые, а кожистые, с 10—12 стаминодиями, 3—6-гнездной завязью и 3—6 цилиндрическими столбиками, рыльца терминальные, точковидные. У некоторых малезийских видов стаминодии хорошо развиты.

Каждый женский цветок в конце цветения и завязь окружены собственной плюской, характерной особенностью которой, в отличие от плюски кастанопсиса, является отсутствие шовных зон — зона роста плюски у литокарпусов, как и у дубов, непрерывна по окружности. Иногда в дихазиальных группах развивается только 1 цветок, а остальные остаются недоразвитыми либо происходит частичное или полное срастание плюсок. В отличие от плюски кастанопсиса плюска литокарпуса никогда не бывает покрыта иглами, ветвистыми шипами или бугорками — на ней развиваются, как и на плюске дубов, чешуйки, свободные либо сросшиеся в кольца или спирали. Глубокая, закрывающая бо́льшую часть плода плюска, часто значительной толщины, с развитыми жесткими чешуйками выполняет защитную функцию, предохраняя от повреждений несозревшие желуди, а также функцию распространения плодов, цепляющихся своими часто оттопыренными чешуйками за шерсть животных. Плоды — желуди.

Цветение литокарпуса обычно происходит весной. В тропиках Малезии сезон цветения наступает непосредственно за самым сухим месяцем года: на Молуккских островах — в марте—апреле, на острове Ява — в июле — августе. Опыление у всех видов, как это видно по форме мелкого терминального точковидного рыльца, производится главным образом насекомыми — мелкими мухами, пчелами и жесткокрылыми, поедающими пыльцу. Созревание плодов у тропических видов происходит через 6 месяцев после цветения. Цветение и плодоношение у многих видов происходит ежегодно, у некоторых — весьма нерегулярно. Прорастание желудей подземное, и в благоприятных условиях температуры и влажности происходит в течение 1—2 недель после их опадания.

Большинство видов литокарпуса имеют крупные, тяжелые плоды, которые не могут разноситься ветром; в их распространении важную роль играют белки, для которых они являются существенным видом корма. В некоторых благоприятных для произрастания этих деревьев районах тропической Азии, где нет белок (например, в горных лесах острова Суматра выше 1500 м), литокарпус не встречается. Некоторое значение в распространении плодов играют птицы, переносящие их иногда на значительное расстояние, а также реки — слегка подсохшие плоды какое-то время не тонут в воде.

Древесину литокарпуса используют для строительства домов, изготовления мебели, повозок, деталей рисовых мельниц, для всякого рода столярных работ, для железнодорожных шпал. Некоторые виды дают очень прочную,

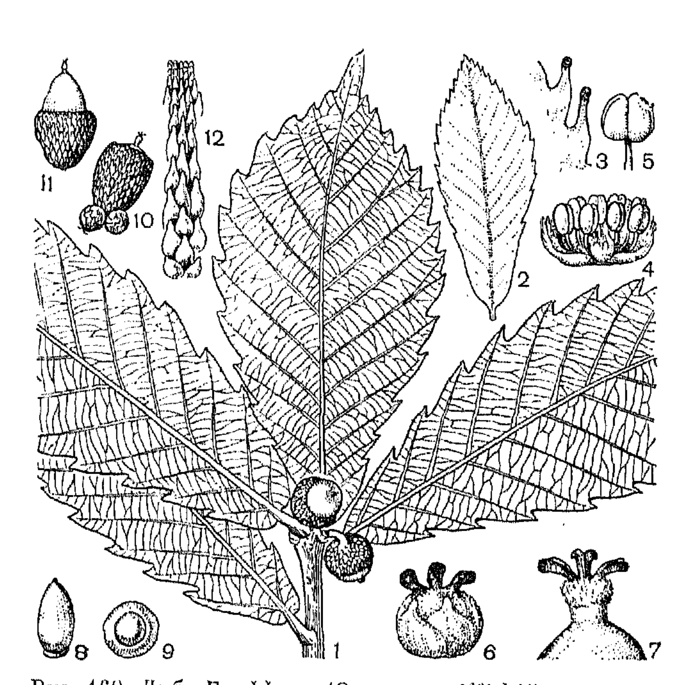


Рис. 160. Дуб Гриффита (Quercus griffithii):
1 — побег с плодами; *2* — молодой лист; *3* — край листа; *4* — мужской цветок; *5* — пыльник; *6* — женский цветок; *7* — верхушка завязи со столбиком; *8—9* — желуди; *10—11* — желуди с плюской; *12* — чешуи плюски.

Рис. 161. Дуб виргинский (Quercus virginiana):
1 — побег с желудями; *2* — мужские цветки; *3* — женский цветок; *4* — верхушка завязи с периантоподиумом.

твердую древесину, но в условиях тропиков она легко повреждается термитами, древесина лишь немногих видов устойчива к этим насекомым. Древесина единственного калифорнийского вида — литокарпуса густоцветкового, хотя и твердая, но ломкая и используется главным образом на топливо. Кора многих видов содержит много танинов. Танины имеются в значительных количествах и в плюсках. Желуди богаты крахмалом и растительными маслами, и после высушивания, когда они в значительной степени теряют вяжущий привкус, их использует в пищу местное население (в Японии, Китае, Индокитае и Малезии).

Род *дуб* (Quercus, рис. 160, 161, 162, табл. 41) с эволюционной точки зрения является анемофильным производным рода литокарпус и очень близок к нему; оба рода долгое время даже систематиками не различались, как таковые. Различие между этими родами заключается в разной форме рылец.

Дубы (вероятно, около 450 видов) являются важнейшими лесообразующими древесными породами умеренных широт и горных поясов северного полушария, а также компонентами тропического и субтропического (дождевого и сухого) леса Юго-Восточной Азии (карта 15). Наиболее богаты видами дубов Северная и Центральная Америка, где они распространены от юго-востока Канады до Колумбийских Анд; Европа, Северная Африка и Юго-Западная Азия бедны видами этого рода; Сибирь и Центральная Азия вообще не имеют аборигенных видов, и только Восточная и Юго-Восточная Азия представляют сравнимый по видовому богатству с американским центр разнообразия рода. Северная граница ареала дуба в Евразии находится на широте около 63° в Скандинавии, южная уходит, как и в Южной Америке, на несколько градусов за экватор (острова Суматра, Ява).

Большинство дубов — высокие деревья (25—30 м), на равнинах обычно выше, чем в горах; отдельные экземпляры достигают громадной высоты (до 55 м) и имеют в возрасте 700—900 лет толстые (диаметром до нескольких метров) стволы. Немногие виды являются низкими кустарниками и даже кустарничками, покрывающими почву ковром высотой около 0,5 м и в самых благоприятных условиях редко достигающими в высоту 2—3 м (*дуб кустарниковый* — Q. fruticosa — в Испании). Многие виды, обычно являющиеся большими деревьями, в высокогорьях, в сухих местах или при частых рубках и травле скотом не вырастают выше кустарника.

Корневая система дубов обычно мощная, стержневого типа (часто до 5 м в глубину), однако при наличии подстилающего известнякового горизонта или других плотных пород, на подзолистых или переувлажненных почвах ста-

Рис. 162. Побег с желудями дуба болотного (Quercus palustris).

новится поверхностной. Некоторые виды дубов тропического дождевого леса у основания ствола развивают мощные досковидные корни.

Особенности коры (точнее, перидермы) часто являются характерными видовыми признаками: у одних видов она гладкая или долгое время остается таковой и несет лишь чечевички, у большинства видов покрыта трещинами различной толщины или разбита на прямоугольные пластинки. Например, у *дуба обыкновенного*, или *черешчатого* (Q. robur), кора с хорошо выраженными продольными глубокими извилистыми трещинами и короткими поперечными щелями, углубляющимися с возрастом; у *дуба скального* (Q. petraea) она разделена на отдельные пластинки. У *дуба пробкового* (Q. suber), в меньшей степени у *дуба изменчивого* (Q. variabilis) сильно развит пробковый слой коры; у американского *дуба крупноплодного* (Q. macrocarpa) пробковый слой образует характерные «крылья» на ветвях.

Ветвление у дубов, особенно хорошо видное в зимний период, кажется очень резким и угловатым; это происходит от частой смены направления роста побегов, обусловленной большим светолюбием дубов и стремлением дерева развивать листья только на освещенной части крон. У дубов на концах побегов развиваются настоящие верхушечные почки (чего нет, например, у кастанопсисов); возможный при этом моноподиальный рост побега практически осуществляется очень редко в связи с частым повреждением верхушечных почек и «перевершиванием» побега за счет развития боковых почек. При наличии нескольких периодов нарастания побега в один сезон такая смена может происходить несколько раз в течение года. У большинства видов почки пятигранные, с коричневыми чешуйками, расположенными в 5 рядов. У основания почек часто развиты 2 узких прилистника.

Листья у дубов в среднем длиной 7—15 см (у вечнозеленых видов они обычно меньше). В редких случаях, как правило у листопадных видов, листья достигают гигантских размеров — в длину до 40 см и в ширину до 30 см (*дуб зубчатый* — Q. dentata, *дуб крупнолистный* — Q. macrophylla), у ряда вечнозеленых видов листья чрезвычайно мелкие. Черешки обычно короткие, у некоторых видов почти полностью редуцированы, у весьма немногих видов достигают в длину 7 см. В роде существует несколько морфологических типов листьев: 1) тип лавра — вечнозеленые, цельнокрайние (или только у верхушки мелкозубчатые), с равноотстоящими параллельными жилками (почти весь подрод циклобаланопсис — Cyclobalanopsis и ряд видов подрода эритробаланус — Erythrobalanus); 2) тип падуба — вечнозеленые, жесткие, мелкие, с немногочисленными жилками, иногда раздваивающимися на конце, и колючими зубцами (подрод гетеробаланус — Heterobalanus); 3) тип каштана — летнезеленые листья с многочисленными параллельными равноотстоящими друг от друга вторичными жилками, идущими обычно в заостренные (иногда с длинными остроконечиями) зубцы (подрод Quercus); 4) тип лопастных или лопастно-зубчатых листьев с равномерно или неравномерно расположенными боковыми жилками (подрод Quercus); 5) тип лопастно-зубчатых листьев, лопасти которых длинно заострены на концах, с неравноотстоящими друг от друга боковыми жилками и многочисленными интеркалярными (подрод эритробаланус). Форма листьев может быть от почти линейной до округлой, основание — от выемчатого до узкоклиновидного, верхушка — от длинновытянуто-заостренной до округлой. Часто у одного и того же экземпляра нижние листья побега сильно отличаются по форме и размерам от верхних (гетерофиллия); это почти всегда имеет место у видов, подверженных перерыву вегетации не только зимой, но и летом вследствие высоких температур и недостатка влаги.

Плюска у дубов развивается в конце цветения и представляет собой полный гомолог подобной структуры литокарпуса, от которой она не отличается ни внешним видом, ни анатомическим строением. Как у литокарпуса и некоторых кастанопсисов, плюска дубов окружает редуцированный (1-цветковый) дихазий.

В очень редких случаях у некоторых видов подрода циклобаланопсис наблюдается появление в плюске не одного, а нескольких (обычно двух) желудей.

Форма плюски у дубов очень разнообразна. Она покрывает иногда до $^2/_3$ желудя, но, в отличие от плюски литокарпуса, никогда не покрывает плод целиком и никогда полностью не срастается с ним, как это происходит у многих видов последнего рода. Диаметр плюски варьирует от 5—6 мм до 5—6 см. На наружной поверхности она покрыта чешуйками — прижатыми или оттопыренными, разнообразной величины и формы, свободными или (подрод циклобаланопсис) полностью сросшимися в кольца (но не в спирали, как иногда бывает у литокарпуса).

Цветение дуба обыкновенного происходит в средней полосе в конце апреля — в мае, одновременно с распусканием листьев. После раскрытия мужских цветков пыльца остается жизнеспособной около 5 суток; пылению благоприятствуют повышенная температура и ветер; пыление уменьшается или вообще прекращается при моросящем дожде (пыльники часто не раскрываются) и во время заморозков может начаться массовое опадение соцветий. Опыление у крупных деревьев обычно продолжается несколько дней, но у некоторых американских кустарниковых дубов в благоприятных погодных условиях заканчивается за несколько часов. У дубов часто наблюдается протандрия — обычно пыльники уже сбросили пыльцу, когда рыльца женских цветков того же побега еще совсем слабо развиты.

В момент опыления завязь еще не сформирована и ее полость представляет собой трехлучевую щель. Семязачатки у большинства видов с одногодичным созреванием желудей заканчивают развитие только через 1—2 месяца после опыления, когда желудь станет величиной с горошину. У видов с двухгодичным созреванием плодов оплодотворение происходит только через год после опыления.

Рост и формирование желудей у дуба обыкновенного происходит с начала августа по сентябрь. До середины августа мясистые семядоли заполнены главным образом сахаром, а впоследствии появляются крахмальные зерна и капли жира. Со второй половины сентября по ноябрь происходит созревание и опадение желудей.

Плюска дубов, как и литокарпусов, имеет вполне определенную функцию — защиту основания растущего желудя, где перикарпий еще очень мягкий. Она развивается быстрее желудя и вначале полностью окружает плод, так что только околоцветник и столбики торчат на его верхушке.

Распространение желудей производится ветром (если он достаточно силен), но главным образом животными, а также водой. Птицы (сойки, голуби, фазаны) и грызуны иногда довольно далеко разносят желуди, используя их в качестве пищи и делая запасы. Белки и полевые мыши очень любят желуди и поедают их в больших количествах, а также разносят их по своим норам — часть запасов остается неиспользованной и может прорасти. В горных районах желуди переносятся также реками и ручьями. Желуди дубов подрода дуб не требуют периода покоя и прорастают осенью, зимуя под снегом в проростках, иногда с большими потерями в суровые зимы; виды подрода эритробаланус требуют для прорастания периода покоя и прорастают только весной. Из-за обилия питательных резервов в семядолях прорастание происходит быстро. Околоплодник раскалывается на верхушке, откуда сначала появляется корешок, направляющийся вертикально вниз. Стебель, развивающийся вслед за корешком, несет у основания несколько очень мелких чешуйчатых листьев; первые настоящие зеленые листья обычно очень короткие и отличаются от взрослых листьев супротивным расположением, меньшей рассеченностью и меньшим числом боковых жилок. Только у подрода эритробаланус первые листья не обнаруживают резких отличий от взрослых листьев.

В первые годы жизни молодое растение требует для нормального развития некоторого затенения, что обычно имеет место при естественном возобновлении в лесу. Это всегда учитывают при лесопосадках: желуди сажают в заранее подготовленные полосы из кустарников (лещина, желтая акация, вяз и др.) или даже между рядами кукурузы (растения притеняют молодые дубки и одновременно служат им подгоном) либо применяют метод густых культур, где происходит самозатенение. На открытых местах молодые растения не выдерживают конкуренции со злаками; последние могут погубить даже 5-метровые деревья при посадках в степных районах.

Кроме семенного размножения, дубы обладают способностью давать обильную прикорневую поросль и прикорневые отводки; очень редко, только при повреждении поверхностных корней, появляются корневые отпрыски. Большинство видов дубов легко скрещивается между собой и дает плодовитые гибриды.

Подрод циклобаланопсис является одним из самых древних в роде; его виды произошли, по-видимому, от секции *циклобаланус* рода *литокарпус* и характеризуются кольчатыми плюсками. Виды этого подрода растут исключительно в Восточной и Юго-Восточной Азии (от Западных Гималаев до Японии, от Центрального

Китая до островов Суматра и Ява); около 10 видов растут уже в южном полушарии. Виды, растущие в тропиках и являющиеся компонентами тропического и субтропического горного дождевого леса, обычно имеют тонкие, мягкие листья; виды муссонного климата, способные переносить длительную зимнюю засуху, имеют толстые, жесткие листья, иногда с трабекуловидно выступающими снизу жилками, обычно густо опушенные, некоторые индокитайские виды даже сбрасывают в сухой период листья. Большинство видов не поднимается в горы выше 2000 м и лишь немногие виды в Гималаях, в Китае и во Вьетнаме растут в зоне умеренного климата выше 2000 м над уровнем моря.

Виды подрода гетеробаланус имеют обычно более или менее мелкие, жесткие, колючезубчатые или цельнокрайние листья, боковые жилки которых часто вильчато ветвятся на концах. Это жестколистные вечнозеленые деревья и кустарники, распространенные в умеренных (редко в субтропических) поясах гор Средиземноморья, Юго-Западной, Восточной и Юго-Восточной Азии, Северной и Центральной Америки. В Гималаях некоторые виды этого подрода являются огромными деревьями и образуют чистые или смешанные леса, другие, особенно в горных районах Китая и Индокитая,— небольшими деревьями или кустарниками, формирующими редколесья на верхней границе распространения древесной растительности в горах или маквисоподобные формации, характерные для гор Центрального и Западного Китая. В Средиземноморье некоторые виды этого подрода, в том числе дуб пробковый, иногда образуют чистые или смешанные леса, по генетическому составу входящих в них видов дубов сходные с таковыми Восточной Азии, но чаще являются важными компонентами маквиса вместе с земляничным деревом, вереском, можжевельником, фисташкой, маслиной, филлиреей и другими растениями. Аналогичная формация (чапараль) встречается в юго-западных районах Северной Америки (в сухих районах от Орегона до Нью-Мексики). Множество видов этой группы обитает в сухих районах Скалистых гор, южных атлантических штатах США («живые дубы»), на островах Карибского моря и в горах Мексики.

Подрод эритробаланус является одним из наиболее древних в роде. Многочисленные виды (около 200) этого рода имеют летнезеленые цельнокрайние или зубчатые листья с длинными остроконечиями на зубцах, осенью приобретающие красивую красную окраску (откуда название — красные дубы). Плюска красных дубов имеет широкие плоские чешуйки, желуди созревают на второй год после опыления и на верхушке имеют столбчатый вырост. Это исключительно американские виды, распространенные в атлантических и западных штатах США, а также на равнинах и в горах Центральной Америки, где они особенно многочисленны. Многие виды этой группы являются мезофитами и представляют собой важнейшие в хозяйственном отношении лесообразующие породы, растущие в самых разнообразных условиях: в поймах и долинах рек, в болотах (*дуб болотный* — Q. palustris, рис. 162), в предгорьях и горах востока США от северных штатов до Техаса и долины реки Миссисипи, а также в умеренных поясах гор Центральной Америки (Гватемала, Гондурас, Коста-Рика). Более ксерофильные, обычно цельнолистные виды растут в сухих районах юга и запада США и Центральной Америки, обычно в виде кустарников, иногда образующих непроходимые заросли. Красные дубы менее требовательны к почве, чем виды других групп, хотя в общем являются кальцефобами, и представляют, несмотря на свою древность, весьма агрессивную группу, вполне конкурентоспособную не только с другими дубами, но и с хвойными, которых во многих случаях успешно вытесняют. Они растут и возобновляются быстрее «белых» дубов (подрод Quercus), устойчивы к низовым пожарам; их горькие желуди почти не поедаются животными, и они меньше страдают от широко распространенных среди «белых» дубов грибковых заболеваний.

Виды подрода Quercus являются наиболее эволюционно продвинутыми в роде. Это листопадные зубчато- или лопастнолистные виды (иногда вторично цельнокрайние), с одно-, редко двухгодичным созреванием желудей, распространенные на трех континентах — в Восточной и муссонных областях Юго-Восточной Азии, Европе и Северной Африке, Северной и Центральной Америке, где в большинстве случаев являются важными лесообразующими породами или содоминантами в смешанных широколиственных лесах. В Северной Америке на равнинах и в горах восточных штатов и в Северной Мексике они вместе с красными дубами образуют дубово-кариевые, дубово-лириодендроновые и смешанные с хвойными (часто дубово-сосновые) леса. Несколько видов секции макробаланус (Macrobalanus) живет в Мексике в горах Сьерра-Мадре, в горах Гватемалы, Гондураса, Панамы и Коста-Рики.

В Европе дубы растут повсюду — от побережья Средиземного моря до 63° северной широты в Скандинавии, но в настоящее время ввиду уничтожения их на равнинах преобладают в горах (главным образом до высоты 1500—2000 м), где образуют чистые или дубово-грабовые, дубово-каштановые, дубово-буковые леса, а также леса с примесью липы, клена, ильма, ясеня и других пород; на севере растут в зо-

не хвойных лесов. Здесь 4 важнейших вида — дуб обыкновенный, или черешчатый, *дуб скальный* (Q. petraea), *дуб пушистый* (Q. pubescens) и *дуб австрийский* (Q. cerris) — дают основную массу поделочной и строевой древесины. В Восточной и Юго-Восточной Азии дубы этого подрода занимают умеренные пояса гор, выходя на севере на равнины (*дуб монгольский* — Q. mongolica). В редких случаях дубы этого подрода спускаются до субтропического и даже тропического пояса (обычно на вторичных местообитаниях только в районах с сильной зимней засухой), оставаясь при этом типично листопадными деревьями.

Наибольшее практическое использование находит древесина дуба, которая является важнейшим лесопильным материалом, применяемым для наиболее ответственных работ, где нужны прочность, твердость, упругость, стойкость к факторам внешней среды,— в судостроении, авиационной промышленности, транспорте, строительстве жилищ, разного рода столярных работах и т. д. Кроме того, древесина почти всех видов дубов дает прекрасное топливо, калорийность которого растет вместе с плотностью; дубовый древесный уголь отличается хорошим качеством. Наиболее твердую древесину дают виды подрода гетеробаланус, очень высокими эксплуатационными показателями характеризуется и древесина видов подрода Quercus. Древесина красных американских дубов отличается от прочих розоватым или красноватым оттенком, она более мягкая. Однако в этом подроде также имеются виды с весьма ценной древесиной. Древесина видов подрода циклобаланопсис в среднем по эксплуатационным показателям гораздо хуже таковой видов умеренных областей — не очень твердая, колкая, часто коробится и повреждается насекомыми. Наилучшую древесину из циклобаланопсисов дают некоторые гималайские и один индокитайский (Q. helferiana) виды.

Кора, древесина, листья и плюски, а также галлы, образующиеся на листьях, очень богаты танинами, используемыми для выделки кож. Особенно часто применяют для этой цели кору и плюски дубов. Ценность этих видов сырья повышается в южных районах; богатство танинами уменьшается с возрастом дерева — наилучший выход танинов получают от деревьев в возрасте 15—35 лет. Дуб пробковый и дуб изменчивый дают пробку промышленного значения, используемую в холодильной промышленности, моторостроении, судостроении, медицине и в быту. Наилучшую пробку получают из дуба пробкового, дикорастущего и широко культивируемого для этой цели в странах Западного Средиземноморья. Наибольший выход пробки получают от марокканских деревьев, которые часто вдвое выше европейских и, кроме того, дают съедобные, похожие на каштаны желуди. Плантации пробкового дуба на Черноморском побережье Кавказа занимают около 200 га и далеко не удовлетворяют потребности страны в этом виде сырья. Другой пробконос — дуб изменчивый — имеет промышленное значение в Китае, где растет в большинстве провинций. В настоящее время этот более холодостойкий вид интродуцирован на Кавказ (Майкоп, Красная Поляна, Геленджик, Анапа) и является перспективным для разведения в среднегорной зоне.

Желуди дубов играли важную роль в питании людей в доисторические эпохи, и даже в более поздние времена горькие желуди ряда видов использовались для выпечки хлеба, особенно в неурожайные годы. У некоторых средиземноморских дубов желуди не только вполне съедобны, но и приятны на вкус; в ряде стран (Португалия, Испания, Италия, Греция, Турция, Алжир) они широко используются в пищу местным населением. Из американских дубов только белые (секция принус — Prinus) имеют съедобные и приятные на вкус желуди; в настоящее время некоторые индейские племена иногда используют в пищу плоды некоторых видов этой секции. Некоторые виды подрода циклобаланопсис также дают съедобные желуди: в Японии местное население собирает плоды *дуба сизого* (Q. glauca). Из желудей своего природного пробконоса дуба изменчивого китайцы приготовляют национальное блюдо «до-фун». Желуди часто служат в качестве суррогата кофе, или ими фальсифицируют натуральный; сладкие желуди средиземноморских видов, растертые в виде пудры, добавляют в шоколад или в муку. Муку сладких желудей, смешанную с какао, используют в Испании против энтерита.

Для многих зверей (кабанов, оленей, медведей) и птиц (соек, голубей, фазанов) желуди являются прекрасным кормом; в урожайные годы их вместо кукурузы добавляют в корм домашним животным и птицам. Листья дуба иногда применяют в качестве корма для скота, однако молодые побеги весьма токсичны для животных и поедание их грозит смертью. В Китае листья многих видов используют для выкармливания личинок шелковичного червя и как удобрение (в смеси с глиной).

СЕМЕЙСТВО БЕРЕЗОВЫЕ (BETULACEAE)

По числу родов и особенно видов березовые уступают буковым. В этом семействе 6 родов и, вероятно, лишь немногим больше 150 видов. Роды березовых образуют две довольно хорошо различающиеся между собой группы, которые

одними ботаниками выделяются в отдельные трибы, другими — в подсемейства, а некоторыми даже возводятся в ранг самостоятельных семейств. В настоящем издании мы их рассматриваем как 2 подсемейства: березовые (Betuloideae), в которое входят роды *береза* (Betula) и *ольха* (Alnus), и лещиновые (Coryloideae), включающее роды *лещина* (Corylus), *граб* (Carpinus), *хмелеграб* (Ostrya) и *остриопсис* (Ostryopsis). Иногда род лещина —ввиду его своеобразия выделяют в самостоятельное семейство лещиновых (Corylaceae), а граб, хмелеграб и остриопсис включают в семейство грабовых (Carpinaceae). Самые большие роды — береза (около 65 видов), ольха и граб (по 30—40 видов), а самые маленькие — хмелеграб (10 видов) и остриопсис (2 вида).

Березовые — типичные бореальные растения, распространенные во всех умеренных, внетропических областях северного полушария. Лишь отдельные виды рода ольха заходят в Южную Америку (до Чили и Аргентины), а в Азии доходят до Бенгалии и Северного Вьетнама. Однако в южных областях они растут только в горах. Отдельные виды березы и ольхи на севере доходят до лесотундры и тундры и в горах поднимаются до субальпийского пояса. В этих суровых условиях они приобретают карликовые и стелющиеся формы.

Наиболее полно березовые представлены во флорах восточных частей Азии и Северной Америки. Березовые являются важными составными элементами лесных формаций, входят в состав хвойных и смешанных лесов, а местами образуют чистые лесные и кустарниковые сообщества. Они слагают кустарниковые и кустарничковые тундры, местами формируют северную, южную или верхнюю границу леса. Отдельные виды родов березовых (кроме остриопсиса и хмелеграба) в некоторых районах могут быть признаны за ландшафтные растения. Есть виды, являющиеся пионерами зарастания оголенных земель, аллювиальных наносов, обнажений горных пород. Иногда они обитают в таких условиях, где другие древесные породы расти не могут. Так, *ольха черная* (Alnus glutinosa) на мокрых топяных местах не находит конкурентов и образует очень густые коренные леса; некоторым видам подрода ольховник принадлежит большая роль в процессе облесения каменистых пространств и т. д.

Березовые — однодомные, листопадные, ветроопыляемые деревья либо более или менее крупные кустарники и даже кустарнички с прямыми или искривленными стволами, с симподиальным ветвлением побегов. Листья очередные, с перистонервным жилкованием (рис. 163), с более или менее длинными черешками либо почти сидячие, чаще с пильчатым или зубчатым краем, иногда лопастные или рассеченные. Довольно крупные прилистники опадают очень рано. Железистые многоклеточные волоски, особенно ярко выраженные на молодых листьях и в почках, развиваются на концах зубцов листьев. У всходов эти волоски ярко-красные, окрашенные антоцианами.

Листья в почке у березовых сложены не только пополам, по главной жилке, но еще и между боковыми жилками, параллельно им, так что каждая лопасть или зубец налегает на выше расположенный. Листья, прилистники, черешки, почки и молодые побеги бывают голыми или покрытыми восковым налетом либо опушенными более или менее интенсивно вплоть до войлочного опушения. Волоски одно- и многоклеточные, короткие и длинные, мягкие и щетинистые, бесцветные и бурые. Большую роль играют железистые многоклеточные головчатые волоски, густо располагающиеся на различных органах, а в пазухах почечных чешуй целыми гроздьями. Много их на чешуях в соцветиях, где они нависают над развивающимися цветками.

Молодые ветви березовых покрыты пробкой. У видов подсемейства березовых наружные слои пробки, содержащие характерные крупные, горизонтально вытянутые чечевички, легко отслаиваются. Своеобразный белый цвет коры березы связан с наличием в ее клетках особого белого порошкообразного вещества — бетулина, высыпающегося из клеток при отшелушивании коры. Береста, расположенная глубже,— это та же пробка, что и у пробкового дуба, но более тонкая.

Корневая система довольно мощная, у многих видов поверхностная. Характерно наличие микоризы. Вокруг мелких корешков образуется чехол из гиф грибов. У некоторых видов ольхи (ольха черная, *ольха серая* — A. incana) на корнях имеются клубеньки (диаметром до 5 см) с микроорганизмами (из группы лучистых грибков-актиномицетов или бактерий), усваивающими свободный азот из воздуха и обогащающими почву этим ценным элементом (рис. 163).

Весной по мере раскрывания вегетативных почек и развертывания молодых листьев на двухгодичном побеге становятся все более заметными почки последующего года вегетации. Их развитие продолжается все лето, приостанавливается зимой и возобновляется весной следующего года. В одних почках содержится только побег с листьями, в других — с соцветиями того или иного пола и листьями, а в третьих — только с соцветиями (рис. 164).

По внешнему виду мужские и женские соцветия обычно хорошо различаются: мужские соцветия длинные, сережковидные, во время цветения висячие; женские — короткие, пря-

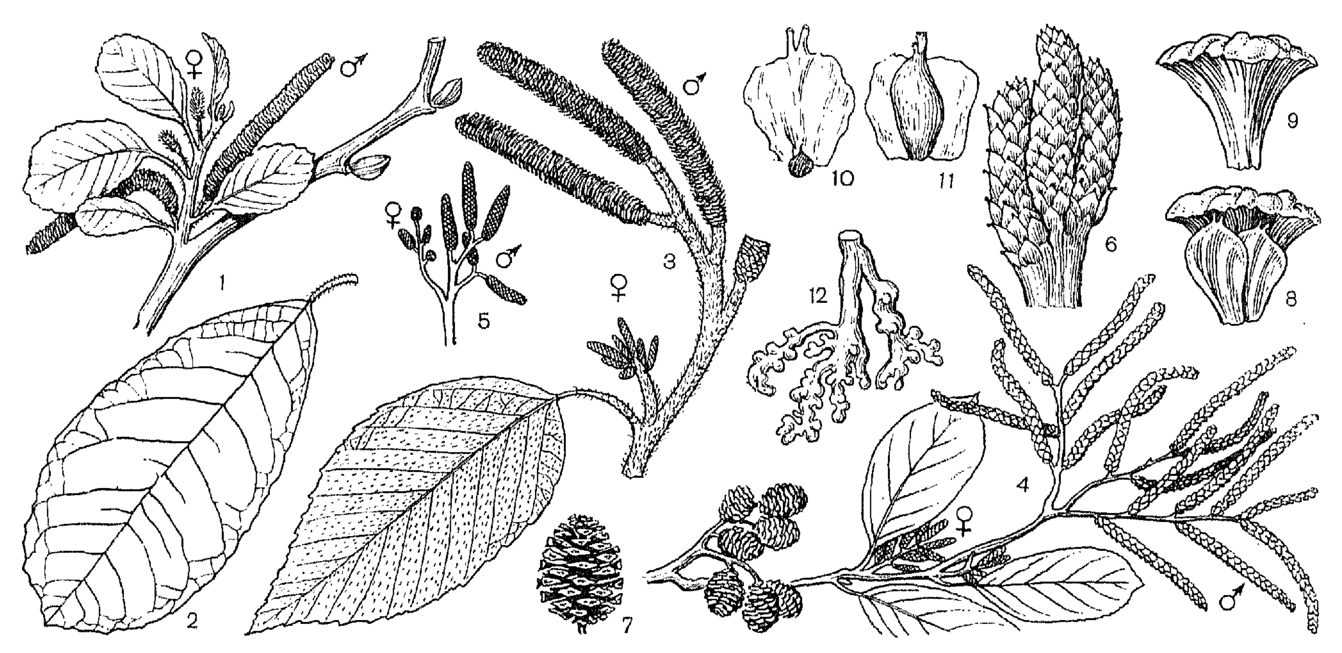


Рис. 163. Березовые:

1—2 — цветущий побег (*1*) и лист (*2*) ольхи Фернанда — Кобурга (Alnus fernandii-coburgii); *3* — побег ольхи заостренной (A. acutissima) во время цветения; *4* — цветущая ветвь ольхи непальской (A. nepalensis) с соплодием; *5* — нецветущее сложное обоеполое соцветие ольхи серой (A. incana); *6* — молодые женские сережки ольхи кустарниковой (A. fruticosa), вынутые из почки; *7* — соплодие «шишечка» ольхи серой; *8* — женский дихазий ольхи — чешуя с двумя плодами; *9* — массивная, плотная чешуя «шишечки» ольхи; *10* — плод ольхи подрода ольха; *11* — плод ольхи подрода ольховник с нежными полупрозрачными крыльями; *12* — корень ольхи серой.

мостоячие, шишковидные или висячие. Соцветия сложные: на оси соцветия, в пазухе каждой из кроющих чешуй, в основе, лежит трехцветковый дихазий (рис. 165), состоящий из одного вторичного и двух третичных цветков, двух вторичных и четырех третичных брактей. У разных родов и видов наблюдается редукция и срастание того или иного количества чешуй и цветков. В женских соцветиях обычно отсутствует вторичный цветок и дихазий у них двухцветковый (рис. 165), лишь у березы он трехцветковый (рис. 165). У лещиновых мужские дихазии одноцветковые. У видов подсемейства березовых в женской сережке оставшиеся брактеи срастаются в кроющую чешую, трехлопастную у березы, слабопятилопастную, очень плотную, массивную у ольхи. У лещиновых чешуи срастаются в изящные, иногда довольно кожистые плюски, разрастающиеся вместе с созреванием плодов.

Цветки у березовых мелкие, невзрачные, циклические, однополые. Лишь как аномалии у них встречаются обоеполые цветки. У ольхи в мужском цветке 2—4 чашелистикам противолежат 2—4 или много (в пучках) тычинок, причем проявляется тенденция к зигоморфии. У березы двум чашелистикам противолежат две двугнездные (результат расщепления) тычинки. У лещиновых околоцветник отсутствует. У лещины 4 тычинки, расщепленные на 2, и кажется, что их 8; у граба 12 тычинок. Чашелистики трехлопастные, невзрачные, чешуевидные. Тычиночные нити очень короткие, свободные или сросшиеся у основания. Пыльники крупные, продолговатые. Чашечка в женском цветке невзрачная, а у видов подсемейства березовых даже вообще не выражена. Завязь двугнездная, а наверху одногнездная, с 1—4, чаще 2 висячими семязачатками.

Начав развитие в начале лета, к зиме мужские цветки бывают полностью развиты, готовы к цветению. Ветки, внесенные зимой в комнату, начинают пылить. У видов подсемейства березовых (кроме подрода кремастогина) мужские сережки зимуют голыми, они покрыты смолами, окрашены в темные тона. Женские соцветия (кроме подрода ольха) зимуют обычно в почках, выходят из них весной. К зиме женские цветки бывают развиты очень слабо. Ко времени цветения и опыления в еще открытой завязи самое большее начинает развиваться семязачаток. У некоторых видов цветение наступает в начале мегаспорогенеза.

Цветут березовые одновременно с распусканием листьев (береза, остриопсис) или даже немного раньше (ольха, лещина). Ветви деревьев покрываются длинными, повислыми, легко раскачивающимися от малейшего дуновения ветерка мужскими сережками, оси которых сильно вытягиваются (в 10—15 и более раз),

Рис. 164. Цветущие побеги березовых:
1 — береза бородавчатая (Betula pendula); 2 — лещина обыкновенная (Corylus avellana).

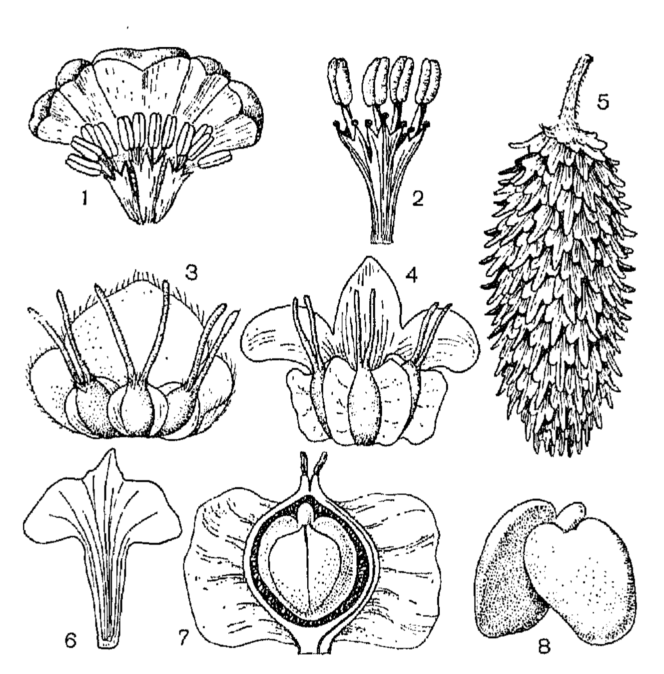


Рис. 165. Морфологические особенности видов рода береза.
Береза бородавчатая (Betula pendula): 1 — мужской дихазий, состоящий из чешуи и трех цветков; 2 — мужской цветок (тычинки окружены сросшимися лопастными листочками околоцветника); 3 — женский трехцветковый дихазий во время цветения; 4 — этот же дихазий после созревания плодов. Береза киргизская (B. kirghisorum): 5 — соплодие. Береза Дмитрия (B. demetrii): 6 — кроющая чешуя женской сережки. Береза малорослая (B. pumila): 7 — вскрытый плод с развитым *зародышем в семени, заполняющим всю* полость плода; 8 — зрелый зародыш, извлеченный из плода, с искусственно раздвинутыми семядолями.

делаются гибкими и мягкими, чешуи при этом раздвигаются и пыльники обнажаются. Пыльники растрескиваются продольно, и зрелая, сухая, легкая, ярко-желтая пыльца высеивается и далеко разносится ветром (рис. 164).

Женские соцветия во время цветения остаются прямостоячими, упругими, наблюдается только удлинение рылец во много раз. Высовываясь из-под чешуй, липкие, тусклоблестящие, ярко-красные рыльца прекрасно улавливают пыльцу. Торчащие рыльца делают сережки мохнатыми, как бы опушенными алым бархатом. У лещин кисточка алых рылец высовывается из почкообразного соцветия (рис. 164).

Пыльца разносится ветром. Однако не исключено, что в некоторых случаях переносчиком пыльцы могут быть и ползающая и летучая тля, мелкие жучки и другие насекомые, мириадами переползающие и перепархивающие с соцветия на соцветие.

Хотя свободному распространению пыльцы способствует отсутствие листьев или их малые размеры во время цветения, лишь небольшая часть пыльцы попадает на рыльца. Но вырабатывается она в таком изобилии, что большинство завязей оказывается опыленными. Более того, на рыльце обычно попадает и на нем же прорастает сразу много пылинок.

После пыления мужские сережки усыхают и отваливаются, женские продолжают развиваться, увеличиваются во много раз, видоизменяются внешне и превращаются в соплодия. Пыльца на рыльце дает единственную пыльцевую трубку, способную расти только эндотропно, по межклетникам. В столбике она долго (от 1 до 4 месяцев) блуждает среди слоя специальных, плотно лежащих таблитчатых клеток, питается за счет обильных питательных веществ, специально для нее запасенных, сильно ветвится и дает много слепых отростков, что является особенностью березовых. За это время семязачатки успевают сформироваться, в них происходит мегаспорогенез, образуется зародышевый мешок.

Зрелый зародыш полностью заполняет семя, которое лишено эндосперма. Прямой, полностью сформированный зародыш состоит из двух крупных, мясистых (особенно у лещины) цельных семядолей, верхушечной почечки, гипокотиля и зачаточного корешка, обращенного в сторону микропиле. Семядоли с длинными ушками в основании (особенно у лещиновых), способствующими вскрытию плода при прорастании. У видов подсемейства березовых зародыш лопатковидного типа, у лещиновых он прикрывающе-лопатковидный. Семя крупное, почти всегда единственное, заполняет всю полость плода, оттесняя и разрушая ложную перегородку (рис. 165).

В подсемействе березовых плод — маленький орех с 2 (реже 3—4) крыльями, узкими, мясистыми, слабо отграниченными у ольхи, более или менее широкими, полупрозрачными у ольховника и березы, особенно у молодых видов. В подсемействе лещиновых плоды — тоже легкие, тонкостенные ребристые орехи, но несколько большего размера и окружены плюсками, образованными сросшимися прицветными чешуями разных порядков. У граба листовая обвертка трехлопастная, боковые доли ее в 2—3 и более раз короче средней (рис. 166). Она окружает плод лишь в самом его основании. У хмелеграба плод полностью окружен перепончатым мешковидным, жестковолосистым образованием, сомкнутым наверху (рис. 167), а у остриопсиса такая же обвертка на верхушке трехраздельная (рис. 168).

Плоды созревают к концу лета или осенью, у ольхи к весне и разносятся ветром осенью и зимой (по насту), а весной и талыми водами. Плодов производится колоссальное количество, разлетаются они на большие расстояния, но только ничтожное их количество прорастает и дает потомство. За исключением лещины все березовые являются анемохорами. Задача приспособления к анемохории в разных подсемействах решалась на разном материале. У подсемейства березовых роль распространителя плодов взяли на себя видоизмененные в крылья наружные части цветка, а у подсемейства лещиновых — прицветники и прицветнички. Небезынтересно тут отметить, что у более молодых видов березы наблюдается прирастание плодов к кроющим чешуям. Они опадают вместе, и чешуи увеличивают парусность плодов. У березовых часто встречается партенокарпия.

Особняком в семействе стоит единственный зоохорный (точнее синзоохорный) род лещина. Ее плоды — крупные, тяжелые, толстостенные орехи. При созревании они выпадают из обвертки — плюски (рис. 169, табл. 45).

Анемохорные роды березовых более выносливы. Они производят огромное количество мелких плодов, разлетающихся на большие расстояния. Их эволюция выразилась в уменьшении размера и массы плодов, увеличении их парусности. Наоборот, лещине, более требовательной к внешним условиям, выгоднее не удаляться сильно от материнского растения. С этим, видимо, связаны зоохория и, как следствие, увеличение размеров плодов и количества запасных веществ.

При прорастании березовых семенная кожура вместе с перикарпием сбрасывается и семядоли зеленеют. Лишь у лещины, семядоли которой содержат много питательных веществ, они не зеленеют, а остаются в семени (подземное прорастание).

Живут березовые от 60—80 (лещина) до 100—150 (береза, ольха, граб) лет, изредка отдельные деревья доживают до 300 лет.

Березовые размножаются в первую очередь семенами, кроме того, дают обильную поросль от пня и многочисленные корневые отпрыски. Таким путем после вырубки может быстро образоваться целая роща из некоторых видов ольхи. В культуре березовые размножаются посевом, корневыми отпрысками, отводками, черенками, делением куста.

Прежде чем перейти к описанию отдельных родов, следует подчеркнуть, что березовые — высокоразвитые растения, хорошо приспособленные к условиям, в которых они живут, могущие выносить суровые условия Севера и высокогорий. Это и особенности строения древесины, и прекрасная защита стволов корой и пробкой. Достаточно вспомнить, какие «шубы» из волосков у многих березовых на молодых ветвях и почках. Темные тона зимующих почек и соцветий — также приспособление от замерзания. А может ли быть что-либо совершеннее сережек березовых? Как хорошо в них укрыты цветки, плоды и от холода, и от сухости, и от излишнего освещения. Смолы буквально заливают почки, молодые ветви, соцветия. Много в цветках березовых и слизей, а, как известно, слизи являются и прекрасной защитой от высыхания, и материалом для питания. Наконец, не являются ли защитой от охлаждения и излишнего освещения эфирные масла, в изобилии выделяемые почками, листьями, молодыми соцветиями березовых? Каждый вид имеет специфический аромат. Приспособлением к перенесению низких температур служит антоциановая окраска рылец, эпидермы семядолей и первичных листьев всхода, содержимого железистых волосков на верхушках лопастей этих первичных листьев, а также кончиков корешков у ряда растений.

В роде ольха выделяются три подрода. Подрод кремастогина (Cremastogyne, 3 вида) произрастает в реликтовых теплоумеренных горных лесах Юго-Восточного Китая (на высотах 1500—2800 м). Эти «живые ископаемые», сохранившие многие черты предков,— деревья высотой от 8 до 40 м, с гладкой серой корой. Молодые побеги голые, густо рыжевато-войлочно-опушенные или слегка опушенные. Листья длиной до 16 см.

Подрод ольховник (Alnobetula) объединяет 10 видов, в основном кустарники, низкие (высотой до 3 м) или крупные и даже небольшие деревца (высотой 8—10—15 м). Растения кустистые, сильно ветвистые, часто с искривленными стволами и ветвями. В крайних условиях местообитания и на границах ареала характерны стелющиеся, искривленные, приземистые

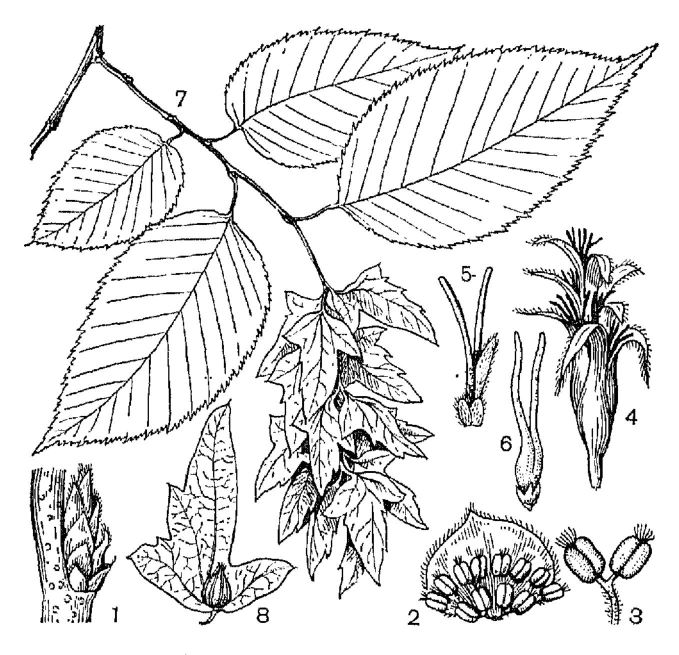


Рис. 166. Граб обыкновенный (Carpinus betulus):

1 — вегетативная почка; *2* — мужской дихазий; *3* — тычинка с раздвоенной наверху тычиночной нитью; *4* — часть женской цветущей сережки с выступающими рыльцами; *5* — женский цветок во время цветения; *6* — гинецей во время цветения; *7* — ветвь с соплодиями; *8* — зрелый плод с трехлопастной крылаткой.

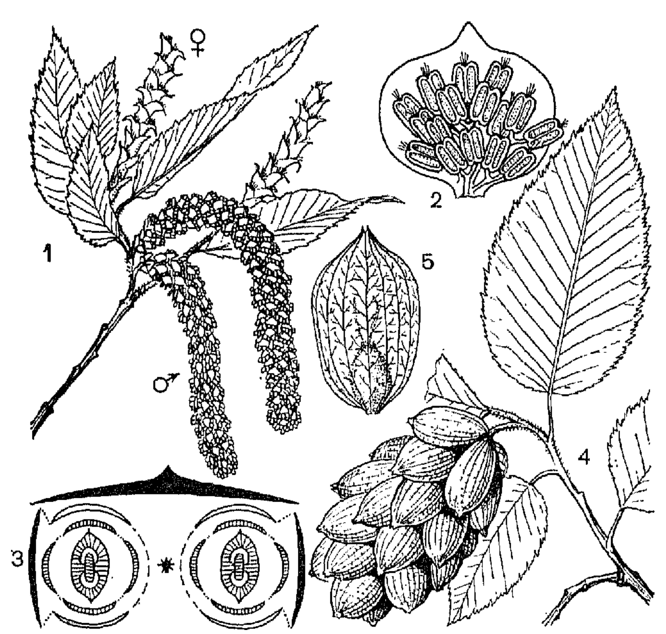


Рис. 167. Хмелеграб обыкновенный (Ostrya carpinifolia):

1 — ветвь с цветущими соцветиями; *2* — мужской дихазий (цветки в пазухе чешуи); *3* — диаграмма женского дихазия с необычным для березовых расположением завязей; *4* — ветвь со зрелым соплодием; *5* — плод в обвертке.

стволы и ветки и уменьшенные листья. Все виды подрода ольховник — бореально-арктические, распространенные главным образом в таежной области Северной Азии и Северной Америки, в меньшей степени в Европе (на юге до Северной Италии). В Азии они проникают за границу леса в лесотундре и в горах. В Америке они достигают на юге Северной Калифорнии и Северной Каролины. В Евразии наиболее широко распространены *ольха кустарниковая* (Alnus fruticosa, табл. 42) и *ольха маньчжурская* (A. mandshurica), при этом ольха кустарниковая как более зимостойкая растет севернее. В Северной Америке наибольшим ареалом обладают *ольха кудрявая* (A. crispa) и *ольха вырезанная* (A. sinuata). Последняя доходит на севере до полярного круга, растет на Аляске, в Юконе и спускается к югу до широты Скалистых гор и штата Альберта. Она заходит и на Азиатский материк на севере, растет по побережью Охотского моря и Камчатки. Остальные виды более локализованы.

Некоторые виды подрода ольховник образуют более или менее крупные чистые кустарниковые заросли по склонам гор, по лесным опушкам, на приречных песках и галечниках. В горах, например в Карпатах и на востоке Азии, образуется даже самостоятельный пояс из некоторых видов ольхи из подрода ольховник. Это сплошные, сомкнутые, труднопроходимые заросли. У верхней границы леса эти кустарники становятся приземистыми, их листья мельчают. Густые кустарниковые заросли на каменистых пространствах, на открытых склонах образуют некоторые виды ольхи и выше границы леса. Особенно высоко в горы ольха поднимается на юге ареала.

В подроде ольха (Alnus) более 30 видов. Сюда относятся высокие деревья или крупные кустарники, хотя бывают и мелкие кустарники (высотой до 1—1,5 м), особенно в крайних условиях местообитания. Разные виды ольхи предъявляют к условиям существования разные требования. Обычно ольха растет по берегам рек, ручьев, озер. Чаще предпочитает переувлажненные почвы. Но одни виды ольхи требуют хорошей аэрации, а другие выносят застойное увлажнение. Чаще ольха приурочена к богатым почвам, хотя некоторые виды живут и на бедных почвах. Одни виды растут на каменистых россыпях, склонах, другие — на свежих песках, заболоченных участках. Многие ольхи могут быть пионерами заселения речных наносов горных и других обнажений, пожарищ, вырубок, заброшенных пашен и т. д., образуя обычно чистые ольшаники, или растут в смеси с другими породами. Большинство видов ольхи приурочено к нижним и средним лесным поясам гор. Но к северу часть видов спускается

в равнинные леса. Ольха же может образовывать и верхнюю границу леса. Ольха — широко распространенное растение умеренных областей Евразии и Северной Америки, главным образом лесной зоны. Однако некоторые виды проникают гораздо южнее, а по горным хребтам даже в Центральную и Южную Америку. При этом растут они там на верхней границе умеренных поясов гор, а не на равнинах. В горах до высот 1200—1500 м, в сухих хвойных лесах от Западных Гималаев до Юго-Западного Китая произрастает *ольха непальская* (A. nepalensis), образующая здесь либо подлесок в сосновых лесах, либо даже чистые насаждения. Это реликтовый вид, относимый к самой древней, монотипной секции клетропсис (Clethropsis), предки которой дали начало всему остальному роду ольха.

Больше всего видов ольхи объединяется в секцию гимнотирзус (Gymnothyrsus). Это деревья или кустарники с нелопастными листьями (кроме *ольхи красной* — A. rubra). Виды средних широт и лесного пояса гор Евразии, Северной Африки, Северной, Центральной и Южной Америки довольно зимостойкие, но не выносят континентального климата. К богатству почвы очень требовательны, предпочитают земли, обильно увлажненные проточными водами, богатые кислородом и минеральными веществами. Застойное увлажнение, недостаток кислорода, торфообразование, бедные и сухие почвы переносят плохо. При жизни на очень влажных почвах выдерживают даже сухость воздуха.

С экологическими требованиями видов связан ареал секции. Он обширен, но разорван как в Евразии, так и в Америке. Видов этой секции нет на территории от Западной Сибири и Прикаспия до берегов Тихого океана и в североамериканских прериях. В Америке тихоокеанский участок ареала протягивается далеко на юг, вдоль горных хребтов, до тропической Южной Америки, а приатлантический участок ареала доходит до Флориды.

Самой распространенной и наиболее ценной породой является ольха черная, или клейкая. Это типичный вид лесной и лесостепной зоны, заходящий в степную зону по долинам рек. Ольха черная светолюбива, произрастает в обильно увлажненных проточными водами местообитаниях, в поймах рек и ручьев, по берегам озер, днищам оврагов и балок, по западинам водоразделов. Она растет в смеси с другими породами (березой, ивой, осиной, елью и др.), образуя второй ярус, а на избыточно увлажненных почвах формирует чистые насаждения. Характерные черноольховые насаждения, «трясины», встречаются на сильно гумусированных, избыточно увлажненных грунтовыми

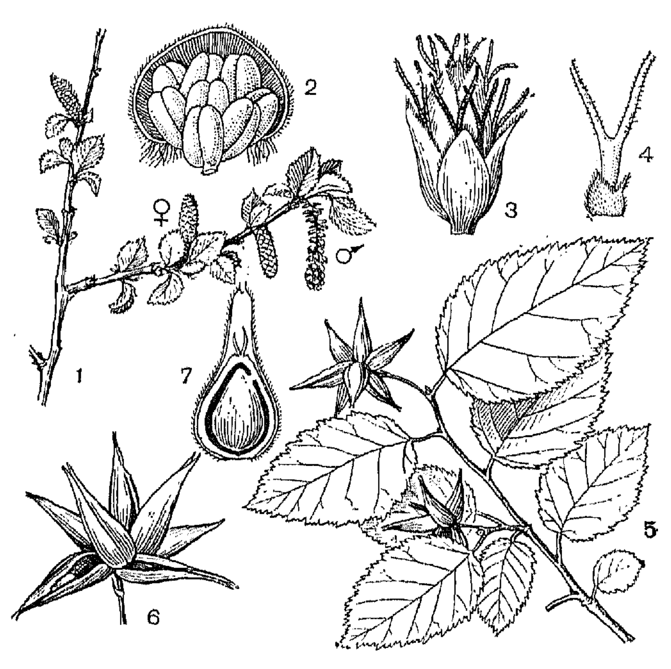


Рис. 168. Острионсис благородный (Ostryopsis nobilis):
1 — цветущая ветвь; *2* — мужской дихазий в пазухе чешуи; *3* — цветущий женский дихазий с выступающими рыльцами; *4* — женский цветок во время цветения; *5* — ветвь со зрелыми соплодиями; *6* — зрелые плоды в обертках (часть оберток продольно растрескивается); *7* — продольный разрез зрелого плода и обертки.

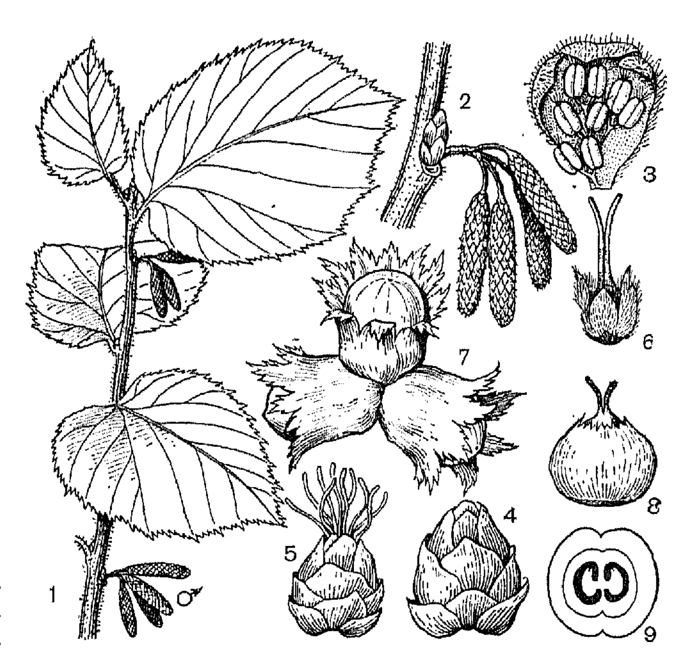


Рис. 169. Лещина обыкновенная (Corylus avellana):
1 — ветвь осенью до опадения листьев с мужскими соцветиями вегетации следующего года; *2* — часть побега зимой с голыми мужскими соцветиями и вегетативной почкой; *3* — мужской дизахий (мужские цветки в пазухе чешуи); *4* — вегетативная почка; *5* — репродуктивная почка с цветущим женским соцветием, с выступающими рыльцами; *6* — зачаточный орех с развивающейся плюской; *7* — соплодие (плоды окружены плюсками); *8* — плод-орех; *9* — поперечный разрез молодой завязи.

водами аэрированных почвах. В местах с неглубоким залеганием грунтовых вод может жить и на сравнительно сухих почвах, даже на песках, а на сильно увлажненных и богатых и при жарком климате. Корневая система ольхи черной поверхностная.

Представители секции гаплостахис (Haplostachys) растут только вблизи крупных морских бассейнов, кроме *ольхи блестящей* (A. nitida), произрастающей вдали от побережья, в Западных Гималаях. Это 30-метровое дерево, цветущее осенью.

Секция проскеймостемон (Proskeimostemon) монолитнее секции гимнотирзус. Хотя их ареалы частично и налегают друг на друга, но виды первой секции заходят севернее, а в горы — выше, так как они морозоустойчивее. Они же менее требовательны к почвам, избегают лишь крайне бедные и сухие почвы и не переносят высокой температуры и сухости воздуха. С другой стороны, они выносят застойное переувлажнение и могут расти по краям болот и даже на болотах. В основном это виды лесной таежной зоны. На севере они доходят до лесотундры, а на юге — до лесостепи. Они же характерны для среднего пояса гор, а в южных частях ареала — для верхних и средних поясов изолированных горных хребтов. Растут они в средней части Западной Европы, в Восточной Европе, в Фенноскандии, в горах Северной Италии, на Балканах только по Дунаю, встречаются в горах Кавказа, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке от Центрального Хондо и Кореи до реки Анадырь. Распространены они и в Северной Америке от широты Юго-Восточной Аляски — Лабрадора до Западной Вирджинии — Южной Калифорнии. Секция неоднородна. К этой секции относится ольха серая, произрастающая в бореальной зоне северного полушария. Приурочена она к Европе и атлантической части Северной Америки. Сероольховые насаждения играют большую роль в процессах смены пород, поскольку ольха является породой-пионером. Она образует кратковременные вторичные сообщества, легко заселяет вырубки, пожарища, заброшенные пашни, образуя на них хорошо сомкнутые, кустарниковые заросли, быстро вытесняемые, однако, коренными хвойными породами, особенно елью. Растет ольха серая и по берегам рек, речек, ручьев совместно с ивами и ольхой черной, по склонам холмов, речным террасам, а также по окраинам болот и даже на болотах. Ольха серая светолюбивее, чем ольха черная, но более теневынослива, чем осина и береза. К почве она, как и другие ольхи этой секции, нетребовательна; не растет только на совсем бедных почвах. Особенно хорошо она себя чувствует на дерново-подзолистых и торфяно-подзолисто-глеевых суглинках и на свежих наносных почвах. В последнем случае вырастает стройное высокое дерево. Корневая система ольхи серой поверхностная. Ольха серая дает многочисленные корневые отпрыски и растет очень быстро, отчего является ценной породой для закрепления берегов рек и оврагов. Ольха серая значительно улучшает, обогащает почву благодаря наличию клубеньков на корнях. Опад ее листвы дает рыхлую, быстро разлагающуюся подстилку и способствует образованию мягкого гумуса, хорошей структуры верхних горизонтов почвы и обогащению ее азотом.

Береза — один из наиболее широко распространенных родов по всему северному полушарию, от субтропиков до тундры. Особенно велико разнообразие берез в лесной зоне умеренного пояса, где преобладают виды секции береза (Betula). На крайнем севере, в тундре, широко распространены виды секции нана (Nanae), тогда как виды секции костата (Costatae) преобладают на крайнем юго-востоке. Наконец, секция акумината (Acuminatae) вообще встречается только в субтропиках. Березы являются важнейшими лесообразующими породами, преобладающими в 60% лиственных и хвойно-лиственных лесов. Многие виды берез — пионеры заселения вырубок, пожарищ, пустошей, обнажений, где образуют чистые насаждения.

Большинство берез очень морозостойки, не страдают от весенних заморозков, переносят вечную мерзлоту. Более требовательны к теплу березы субтропических районов (гималайско-китайские, некоторые японские и американская *береза черная* — Betula nigra). К богатству почвы береза не требовательна. Виды березы растут на песчаных и суглинистых, на богатых и бедных, на влажных и сухих почвах. Она встречается на сырых берегах рек и морей, на болотах, в болотистых тундрах, на сухих каменистых склонах, в знойных сухих степях. Большинство берез светолюбивые, хотя есть и довольно теневыносливые (*береза ребристая* — B. costata, *береза шерстистая* — B. lanata и *береза желтая* — B. lutea, табл. 42). Среди берез преобладают деревья высотой 30—45 м, с диаметром ствола до 120—150 см (секция костата, береза), ряд видов — кустарники от крупных до мелких, вплоть до стелющихся, едва приподнимающихся над землей (секция нана). Кора обычно гладкая, отслаивающаяся тонкими пластинками. Чаще она белая, желтоватая или розоватая, у некоторых видов серая, коричневая или даже черная.

Корневая система берез мощная, в зависимости от вида и условий произрастания, либо поверхностная, либо, что чаще, уходит косо

вглубь. Стержневой корень проростка замирает очень быстро, зато боковые корни развиваются мощно и богаты тонкими мочковидными корешками. Береза растет медленно только в первые годы. Потом, наоборот, начинает расти быстро, и это обеспечивает ей победу над конкурирующей травянистой растительностью.

Большинство авторов полагают, что из всех четырех секций рода береза самой примитивной является секция костата. Это деревья с крупными соцветиями, с большими кожистыми листьями. Наибольшее разнообразие берез этой секции представлено в Восточной Азии. Из них интересна исключительно теневыносливая береза ребристая, совершенно не встречающаяся на вырубках и пожарищах. Живет она только отдельными деревьями вместе с другими лиственными и хвойными древесными породами в девственных горных лесах до субальпийского пояса в Хабаровском и Приморском краях, в Маньчжурии и Северной Корее. На Камчатке, Командорских и Курильских островах, в Японии (остров Хоккайдо) распространена *береза Эрмана*, или *береза каменная* (B. ermanii, рис. 170). Она растет как примесь в хвойных и лиственных горных лесах, особенно в подгольцовом поясе гор, а на гольцах и на верхней границе леса образует чистые насаждения. По каменистым россыпям, по берегам горных рек встречается единично. Может расти на таких местах, где другие породы не выживают. На Камчатке по склонам гор, увалам, высоким склонам речных долин образует чистые леса паркового характера, а около моря дает шпалеры ветровых форм. К почвам эта береза не требовательна, но на иллювиальных приречных, бедных песчаных и торфянистых почвах не растет. В лесу береза каменная — более или менее стройное дерево высотой до 20 м, со светлой расслаивающейся корой, висящей на ветвях и стволах лохмотьями. На крайних пределах местообитания дает корявые, стелющиеся стволы, распростертые по земле. Древесина тяжелая, тонет в воде, очень прочная, что объясняет ее русское название.

Остальные виды берез этой секции большей частью имеют очень узкие ареалы. Из берез Китая, обитающих в горах на высоте 1400—3600 м, можно назвать теплолюбивую *березу замечательную* (B. insignis), *березу белую китайскую* (B. albo-sinensis) и *березу Фаржэ* (B. fargesii). В Гималаях на высоте 2500—4300 м обитает *береза полезная* (B. utilis). В Гималаях, Северной Индии и Восточном Афганистане также высоко в горах живет чувствительная к морозам *береза Жакмона* (B. jacquemontii). В Восточной Сибири, восточнее Забайкалья (в Уссурийском крае, Амурской области), по каменистым склонам встречается *береза Прохорова* (B. prochorowii), а в южной части Приморья — наиболее долговечная из всех берез (доживает до 400 лет) — *береза Шмидта*, или *береза железная* (B. schmidtii). Она очень светолюбива и растет единичными деревьями или группами по сухим скалистым склонам, по кустарникам и редколесью в широколиственных лесах. Иногда образует небольшие чистые насаждения. Только в Японии в горных хвойных и смешанных лесах на высоте 1000—1500 м встречаются *береза лещинолистная* (B. corylifolia) и *береза граболистная*, или *японская вишневая* (B. grossa). В более низких поясах гор (до 1000 м) обитают более морозочувствительные *береза остролистная* (B. acuminatifolia) и *береза шаровидно-сережковая* (B. globispica). Наконец, в Японии и на Курильских островах в темнохвойных лесах одиночно и группами встречается теневыносливая *береза ильмолистная* (B. ulmifolia). Есть среди азиатских берез этой секции и мелкие деревья и даже кустарники, приуроченные к высокогорьям и субальпийским поясам гор.

Березы секции костата встречаются на Кавказе и на Понтийском хребте, где являются узко локализованными эндемиками. В Западном Закавказье и в Дагестане растет *береза Медведева* (B. medwedewii). Это небольшие деревья или кустарники, высотой до 3—6 м, обитающие у верхней границы леса на высоте 1000—1500 м, где образуют группировки с рододендроном и понтийским дубом (Quercus pontica). Субальпийские березняки Предкавказья, центральной части Главного Кавказского хребта, Дагестана и Восточного Закавказья на высоте 1500—1800 м образованы морозоустойчивой *березой Радде* (B. raddeana). Наконец, *береза мингрельская* (B. mengrelica) встречается в лесах субальпийской полосы Западного Закавказья.

В Северной Америке эта секция представлена всего 2—3 видами. Наиболее широко распространена береза черная, произрастающая в долинах рек на сырых наносных почвах и даже на болотах в смеси с сикомором, ильмами, кленами и ивами. Она населяет атлантические штаты Северной Америки от штатов Массачусетс и Иллинойс до штатов Миннесота, Канзас, Флорида и Техас. Это высокое дерево (до 30 м), не имеющее, правда, прямых стволов, с ажурной яйцевидной кроной, очень светолюбивое; одна из наиболее теплолюбивых берез. Семена у березы черной, в отличие от других берез, вызревают только весной. Древесина ее коричневая, очень прочная и тяжелая. Широко распространена и среднетеневыносливая *береза вишневая* (B. lenta, табл. 44), произрастающая в Северной Америке от Ньюфаундленда до Великих озер, а на юге по горам доходящая до

Рис. 170. Береза Эрмана (Betula ermanii) на Камчатке.

Флориды. Более распространена она все же в северных частях ареала. Чистых насаждений эта береза не дает, живет только в смеси с кленами и дубами. Предпочитает глубокие влажные, хорошо дренированные почвы, хотя растет и на сухих и даже скалистых местах. В гористых районах на песчаных и глинистых почвах в смеси с хвойными и широколиственными породами растет теневыносливая береза желтая, она обитает на территории от Ньюфаундленда до Массачусетса, в Пенсильвании и Висконсине. На пожарищах и вырубках может давать чистые насаждения.

В Гималаях и Восточной Азии обитают березы секции акумината — деревья высотой до 20—30 м, с очень крупными листьями. Это березы горных лесов, произрастающие на высоте 1000—3000 м. Особняком в секции стоит холодостойкая *береза Максимовича* (B. maximowicziana), обитающая только в горах Японии и на Курильских островах. Это красивейшая береза со стволом диаметром 1,2 м, обладающая самыми крупными среди берез листьями.

Наибольшее число видов берез включают в секцию береза. Это относительно молодые, полиморфные, часто еще плохо установившиеся, сильно гибридизирующиеся виды. Объем секции очень расплывчат. Произрастают эти березы в Европе и в Северной Америке, несколько меньше их в Азии, особенно в южных частях. Это высокие, реже низкие деревья или большие кустарники с некрупными относительно тонкими листьями. В Евразии наибольшим ареалом обладает *береза бородавчатая*, или *повислая* (B. pendula, табл. 43), распространенная по всей лесной и лесостепной зоне в Скандинавии, в Средней и Атлантической Европе, в Средиземноморье, на Балканах, в Западной Сибири и на Алтае. В горы эта береза поднимается до высоты 2100—2500 м. Она образует чистые насаждения и входит в состав смешанного леса. Береза легко заселяет свободные от другой растительности пространства, но благодаря исключительному светолюбию быстро изреживается, и под ее пологом поселяются более теневыносливые хвойные: ель, пихта, реже сосна и даже лиственница. К 60—80 годам чистые березовые насаждения вытесняются прежним, материнским типом леса.

Также широко по всей Европе, исключая Крым, распространена и *береза пушистая* (B. pubescens). На севере она заходит дальше березы бородавчатой (до 71° северной широты),

на юге доходит до степей, где растет одиночными деревьями или образует колки. Встречается она также в высокогорной полосе Большого и Малого Кавказа. Восточная граница доходит в Сибири до Станового хребта. Эта береза выносит заболачивание почвы лучше, чем береза бородавчатая, и произрастает в сыроватых лесах, на их опушках, на окраинах болот, на болотах и по берегам озер. Это, как правило, прямоствольное, двадцатиметровое дерево с белой корой.

Остальные виды секции имеют более ограниченный ареал. Так, в субарктических частях Европы, Западной Сибири, в Карело-Лапландии, на севере Двинско-Печорского бассейна в субальпийской подзоне ближе к лесному пределу распространена *береза извилистая* (B. tortuosa) — невысокое (до 2—4 м) корявое, иногда почти стелющееся дерево, часто кустистое, с несколько искривленными толстыми ветвями (рис. 171).

Некоторые систематики описывают множество видов, особенно в Средней Азии, эндемиков очень узкого ареала. В восточной части Северной Америки вдоль Атлантического побережья от Ньюфаундленда до Онтарио и Делавара, от 55 до 41° северной широты, с выходом к Гудзонову заливу, произрастает *береза бумажная* (B. papyrifera) с легко отслаивающейся берестой. Эта береза встречается во всех типах лесов, главным образом с сахарным кленом и буком, а на высоких местах и с хвойными. Обитает она и по краям болот, по долинам рек, на лесосеках, заброшенных пашнях, в канадских прериях, образуя иногда и чистые насаждения. Она более неприхотлива, чем европейские белые березы, хорошо растет на сухих и сырых местах. Немного уже ареал *березы тополелистной* (B. populifolia), образующей на бесплодных почвах чистые насаждения.

Наиболее молодой ледниковой или послеледниковой секцией является секция нана (Nanae). К ней относится растущая в Европе *береза карликовая* (B. nana) и широко распространенная на Дальнем Востоке и в Северной Америке географически ее замещающая *береза тощая* (B. exilis). Это низкие ветвистые кустарники (высотой 20—120 см) с приподнимающимися ветвями. Произрастают они в тундре, на сфагновых болотах лесной зоны, на гольцах. Только Азиатским материком ограничена кустарниковая *береза Миддендорфа* (B. middendorffii), произрастающая в подлеске лиственничных и березовых лесов, на моховых болотах. В субальпийском поясе гор и на гольцах Сибири и Дальнего Востока она обитает почти там же, где и береза тощая, но спускается южнее и растет в Северной и Северо-Восточной Маньчжурии. На Саянах и Алтае обитает *береза круглолистная* (B. rotundifolia), образующая сплошные заросли в альпийской зоне гор.

Виды, входящие в род граб, распространены в Евразии и Северной Америке (1 вид). Наиболее разнообразны грабы в Китае и Японии. Обычно это деревья высотой от 5 до 25—30 м, изредка кустарники. У грабов красивая, густая, неширокая крона. Ветви относительно тонкие, направлены вверх, часто более или менее коленчатые, с двурядно расположенными очередными листьями. Однако известны и пирамидальные формы и формы со слабо повислыми, плакучими ветвями. Молодые побеги и черешки большинства видов более или менее густо опушены. Кора на стволах молодых деревьев светло-серая, серебристо-серая, блестящая, гладкая, у старых темная, продольно-трещиноватая или чешуйчатая. Зимующие почки сидячие, острые, с множеством налегающих чешуй. Листья длиной от 4 до 12 см, овальные, продолговато-овальные, иногда овально-яйцевидные, более или менее резко заостренные наверху, округленные или сердцевидные в основании, с зубчатым или дважды зубчатым краем.

В роде выделяют 2 секции. В секции дистегокарпус (Distegocarpus) объединяются небольшие деревья, высотой 15—20 м, со стройным стволом. Представители этой секции — *граб сердцелистный* (Carpinus cordata) и *граб японский* (C. japonica) — распространены в Восточной Азии. Одиночно стоящие деревья с крупной красивой листвой входят обычно в состав второго яруса тенистых смешанных и широколиственных лесов. Грабы этой секции теплолюбивы, теневыносливы, предпочитают плодородные влажные аллювиальные почвы, но встречаются и на каменистых сухих местах.

Более разнообразна секция граб (Carpinus). К ней относится наиболее распространенный в Европе, на Кавказе и в Малой Азии *граб обыкновенный*, или *европейский* (C. betulus). Корневая система этого вида поверхностная, с боковыми, так называемыми якорными корнями, идущими глубоко в почву. Они обеспечивают ветроустойчивость деревьев. Этот граб образует много форм: пирамидальные, плакучие, с пурпурными молодыми листьями, с более расчлененными листьями. Растет граб европейский по всей Западной и Восточной Европе до Средиземного моря (кроме Скандинавии и Испании), обитает на равнинах, а в горы поднимается до высоты 800 м.

Граб европейский очень теневынослив и формирует чаще второй ярус в широколиственных дубовых и буковых лесах. Изредка входит в состав первого яруса. Иногда он образует почти чистые вторичные насаждения на вырубках дуба и бука. Чистые грабовые леса известны только к востоку от Вислы и в верховьях

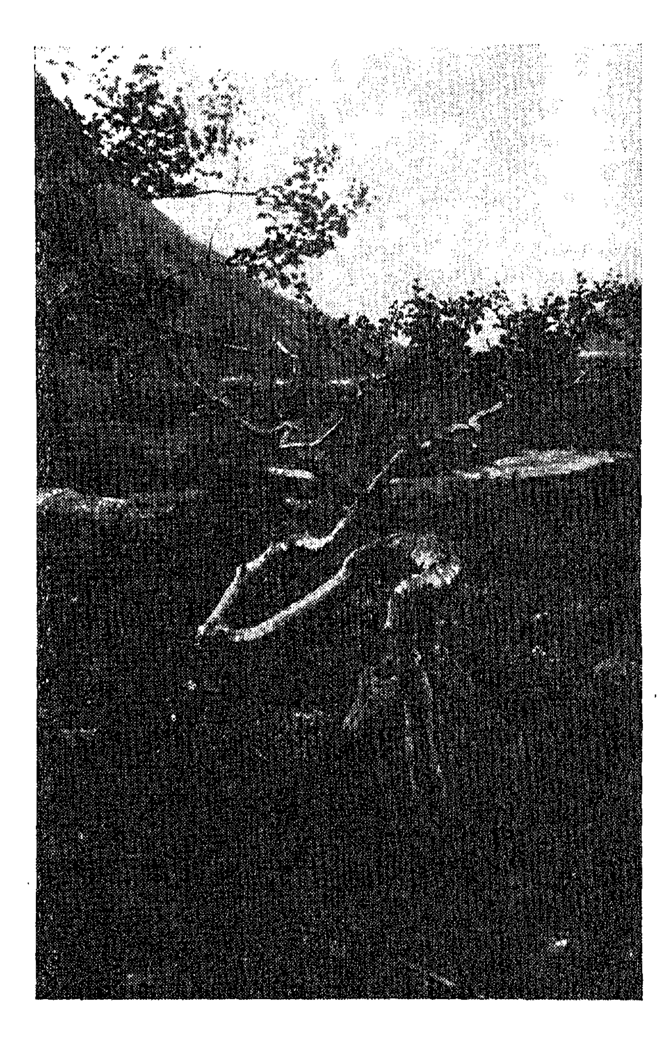


Рис. 171. Береза извилистая (Betula tortuosa) с искривленным стволиком в Хибинской лесотундре на верхней границе леса.

Буга. В лесостепных районах граб является хорошей почвозащитной породой. Иногда он используется в качестве высоких живых изгородей. В пределах ареала он не страдает от морозов и заморозков. К почве требователен, лучше всего растет на свежих и рыхлых, богатых минеральными веществами почвах, на почвах, богатых солями кальция. Он может жить и на сухих каменистых известковых почвах, однако на сухих известковых склонах растет плохо. Этот граб прекрасно переносит и периодическое затопление в поймах рек, но не выносит кислых заболоченных почв.

На Кавказе, в Южной и Восточной Европе, в Малой Азии и в Иране распространен *граб восточный*, или *грабинник* (C. orientalis), растущий в нижнем, реже в среднем поясе гор до высоты 1200 м, чаще на солнечных склонах, по лесным опушкам, на сухих известковых каменистых почвах. На месте вырубок является основным компонентом листопадных зарослей (шибляков). Обычно входит в состав смешанных широколиственных лесов. Около Адлера растет в смеси с самшитом. Этот граб очень светолюбив, прекрасно выносит сухость почвы, явно связан с горными и известковистыми породами. На открытых местах, под действием морских ветров его крона принимает флагообразную форму. Благодаря наличию колючих кончиков на засохших ветвях этот граб мало объедается животными.

Из многочисленных грабов Восточной Азии интересно отметить грациозное маленькое кустистое деревце (высотой до 5 м) — *граб Турчанинова* (C. turczaninovii), более крупное (высотой до 15 м) кустистое дерево — *граб Чоноски* (C. tschonoskii). В Северной Америке растет *граб каролинский*, или *американский* (C. caroliniana). Это небольшое, красивое, кустистое дерево высотой до 5—6, редко до 12 м, переходящее на северном пределе ареала в крупный кустарник с многочисленными распростертыми ветвями. Растет он по берегам рек, по окраинам болот, на сырых жирных почвах на востоке Северной Америки до штатов Миннесота и Техас на западе и от Квебека и Онтарио до гор Центральной Америки.

Своеобразный род хмелеграб произрастает обычно одиночно, как примесь в лесах Северной Америки, Японии, Южного Китая, Малой Азии, Средней Европы и Средиземноморья. Это декоративные очень красивые деревья или крупные кустарники, высотой до 10—25 м, с шаровидной, ажурной кроной и красивыми светло-зелеными плодами. Кора глубокопродольно-трещиноватая, шелушащаяся полосами вдоль ствола. Молодые ветви опушенные. Листья некрупные, длиной 4—12 см, овальные или продолговато-овальные, заостренные наверху.

На Черноморском побережье Кавказа встречается *хмелеграб обыкновенный*, или *европейский* (Ostrya carpinifolia). Он растет по ущельям, по склонам гор, поднимается до высоты 300 м, редкие деревья встречаются на высоте 1500—1800 м. Растет этот хмелеграб на Северном Кавказе, в Малой Азии, в Средиземноморье, на Балканском и Апшеронском полуостровах, в Австрийских Альпах, в Швейцарии. В смешанных колхидских лесах он растет одиночно, иногда образует рощицы со вторым ярусом из самшита, может расти во втором ярусе вместе с другими теневыносливыми растениями или в смеси с буком, грабом, дубом, ильмом. Это теплолюбивое растение хорошо выносит сухость почвы, предпочитает известковые почвы. Поэтому он пригоден для облесения каменистых пустырей.

В Северной Америке произрастают *хмелеграб вирджинский*, или *американский* (O. virginica), и *хмелеграб Ноултона* (O. knowltonii). Это, наоборот, довольно зимостойкие виды, особенно первый. Более широко распространен хмелеграб вирджинский, встречающийся в восточной части Северной Америки и проникающий довольно далеко на север, в Канаду. Обитает он на каменистых участках и хребтах совместно с буком, желтой березой, сахарным кленом. К почве неприхотлив, хотя предпочитает сухие почвы и полутенистые места.

Наконец, самый маленький род семейства — остриопсис — насчитывает всего 2 вида, произрастающих одиночно в Северном и Западном Китае и в Монголии. В Европе и Северной Америке остриопсис встречается только в культуре. Это ветвящиеся от самой земли кустарники высотой до 3 м.

Особняком среди березовых стоит лещина благодаря большому своеобразию. Лещина единственный среди березовых зоохорный (синзоохорный) род. Это небольшой род, включающий по разным источникам 15—20 видов. Среди лещин преобладают кустарники высотой 4—6 (до 10) м. Древесные виды распространены меньше. Основная масса древесных лещин в настоящее время обитает в Восточной Азии; в Европе же только балкано-кавказская *лещина медвежья*, или *медвежий орех* (C. colurna), является деревом высотой до 25 м (табл. 45). Древесные формы принадлежат более древним представителям рода лещина (таковы, например, *лещина юньнанская* — Corylus yunnanensis, *лещина бумажная* — C. papyracea, *лещина китайская* — C. chinensis, *лещина Фаржэ* — C. fargesii — высотой до 12 м и *лещина Потанина* — C. potaninii — высотой до 20 м). Наиболее высокой бывает лещина китайская (до 40 м).

Кустарниковые лещины имеют довольно искривленные стволы темных тонов, покрытые продольно-растрескивающейся корой, древесные лещины чаще прямоствольные. Пробка лещин несколько напоминает пробку пробкового дуба, но значительно тоньше. И только лещина бумажная имеет на молодых ветвях кору, отслаивающуюся тонкими, бумагоподобными красноватыми пластинками.

Лещина обыкновенная (C. avellana) — основная подлесочная порода дубовых широколиственных, хвойно-широколиственных и высокогорных хвойных лесов. Иногда она образует и чистые кустарниковые насаждения. Кроме того, она может являться пионером зарастания вырубок и пожарищ.

Все виды лещины теневыносливы, но требовательны к плодородию почв. Они предпочитают свежие, богатые почвы умеренной и повышенной влажности, а бедных песчаных или заболоченных почв не переносят. С другой стороны, сами лещины обогащают почву органическими и минеральными веществами, поскольку дают богатый опад листьев. Многие виды лещин (лещина обыкновенная, *лещина понтийская* — C. pontica, медвежий орех и др.) широко введены в культуру как плодовые деревья. Получено много сортов, различающихся по форме и величине орехов и другим признакам. Их разводят на значительных площадях с промышленной целью (например, фундук, византийский или константинопольский орех и т. д.) на Черноморском побережье Кавказа, в Грузии, Азербайджане, на Украине, в Средней Азии и некоторых южных областях европейской части СССР, в Турции, Италии, Испании, на юге Франции и в других странах Европы и Северной Америки.

В экономике березовые давно находят разнообразное применение, а многие виды имеют и промышленное значение. Используются буквально все части растений. Древесина многих видов является отличным топливом (например, береза), дает ценный древесный уголь (березовый — лучший уголь для металлургии, лещиновый — для изготовления пороха, ольховый и лещиновый — лучшие чертежные угли и т. д.), прекрасную фанеру, доски, используется в столярно-мебельном, экипажном и токарном производстве, в сельскохозяйственном машиностроении, в строительстве (особенно ольха, граб, лещина; береза значительно меньше, поскольку она не стойка к повреждению грибами), как материал к гидросооружениям (ольха черная) и т. д. Очень крепкая древесина *березы даурской* (Betula davurica), березы каменной и березы железной и хмелеграба не уступает наиболее твердым древесинам, таким, как древесина самшита, фисташки. По сопротивлению на изгиб древесина этих берез приближается к железу и превосходит чугун. Она используется в машиностроении и инструментостроении, незаменима для изготовления сильно трущихся деталей, ткацких челноков. Темная древесина берез вишневой и Максимовича служит имитацией красного дерева и идет на экспорт. Очень красива древесина *березы карельской* (B. pendula f. carelica), особенно ее капов. Она напоминает мрамор и идет на облицовку и внутреннюю отделку зданий, на изготовление художественной мебели, музыкальных инструментов. Широко используется свойство высокой упругости древесины березовых. Тонкие ветви лещины, березы идут на изготовление обручей, удилищ, плетеных изделий.

Кору березы — бересту используют для изготовления мелких изделий. Из коры березы полезной в Китае получают бумагу, а из коры березы бумажной индейцы делают каноэ, пи-

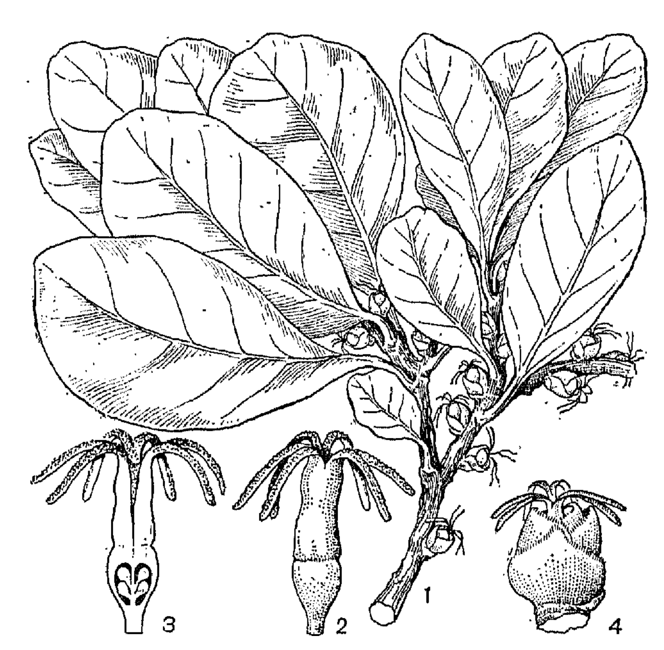


Рис. 172. Баланопс редкоцветковый (Balanops sparsiflora):

1 — побег с женскими цветками; 2—3 — завязь; 4 — женский цветок с прицветными листьями.

рóги, крыши. Из коры, листьев и сережек многих видов извлекают дубильные вещества (5—16% у некоторых видов ольхи), получают краски (черная, красная, желтая) для кожи, мехов и тканей. Из бересты березы вырабатывают сажу, гонят деготь, из листьев березовых получают ароматические эфирные масла, из древесины — метиловый спирт и другие продукты сухой перегонки. Кора ольхи серой содержит также альнулин и альнирезиноль, имеющие промышленное значение; древесина содержит камедь ксилан. Из сока березы делают квас и сиропы. Орехи лещины идут в пищу. Из них добывают высококачественное масло, используемое в пищу, а также в кондитерской, пищевой, лакокрасочной, медицинской промышленности. Из жмыха готовят халву. Листья, почки, молодые ветви многих березовых, грибные наросты на коре березы (чага) используют в медицине для лечения различных заболеваний. Кроме того, представители березовых, особенно в местах, где они образуют насаждения, предоставляют убежища и корм для промысловых и домашних животных, особенно в зимнее и ранневесеннее время. Они служат веточным кормом, используются в пчеловодстве (клей, перга). Некоторые виды березовых очень ценятся в зеленом строительстве. Их используют в садово-парковых насаждениях (например, берёза, хмелеграб, граб) — настолько они декоративны. Виды ольхи служат для агромелиорации; они незаменимы при облесении мокрых и пойменных участков, трясин, оврагов. Хмелеграб пригоден для облесения каменистых пустырей, *лещина разнолистная* (Corylus heterophylla) и некоторые ольхи — для зеленого строительства в районах с суровым климатом. Много сортов лещины разводят как плодовые деревья.

ПОРЯДОК БАЛАНОПОВЫЕ (BALANOPALES)

СЕМЕЙСТВО БАЛАНОПОВЫЕ (BALANOPACEAE)

Это маленькое тропическое семейство, насчитывающее чуть больше десятка видов, встречается на островах Новая Каледония, Новые Гебриды и Фиджи и только один вид — *баланопс австралийский* (Balanops australiana) произрастает на Австралийском материке, в горах Квинсленда. Растут баланоповые в горных дождевых лесах на высоте 600—1200 м над уровнем моря. Большинство ботаников считают баланоповые монотипным семейством, но некоторые, принимая во внимание небольшие различия в строении цветка, выделяют два рода: баланопс и *трилокулярию* (Trilocularia), отразив в последнем названии главное различие этих родов по числу гнезд завязи.

Все баланоповые — небольшие вечнозеленые деревья или кустарники с плодами, удивительно похожими на желудь дуба. Однако это сходство чисто внешнее: плоды баланоповых прекрасно отличаются от желудей происхождением обертки, числом созревающих семян и рядом других признаков. Простые, кожистые, цельные или зубчатые, иногда довольно крупные, очередные листья располагаются на расстоянии друг от друга или сближены в мутовки. В отличие от листьев буковых они лишены прилистников. Сосуды древесины с лестничной перфорацией, пористость боковых стенок от очередной до почти супротивной.

Мелкие, невзрачные, лишенные околоцветника, двудомные цветки баланоповых расположены в пазухах одной (в мужских цветках) или многочисленных (в женских цветках) прицветных чешуй (рис. 172). Мужские цветки, располагающиеся на молодых боковых побегах или под листьями, собраны в маленькие сережковидные соцветия. Они состоят из 5—6 (реже 2—12) коротких тычинок с почти сидячими, яйцевидными или продолговато-эллипсоидными, двугнездными пыльниками. При созревании пыльники раскрываются продольно и вы-

сыпают многочисленные пыльцевые зерна, разносимые ветром. Пыльцевые зерна с 3—4 (5) короткими бороздами или поровидными экваториальными апертурами. Иногда в мужских цветках можно наблюдать рудименты гинецея. Женские цветки, окруженные оберткой из 7—8 (трилокулярия) или многочисленных (баланопс) черепитчатых чешуй, располагаются поодиночке. Они состоят из сидячей завязи с 2—3 сросшимися столбиками. Каждый из них почти до основания расщеплен на 2 шиловидные нити с линейными рыльцами и сосочками на внутренней стороне. Наличие большого количества пустых чешуй позволило А. Энглеру (1897) высказать предположение, что перед нами рудимент сережковидного соцветия, редуцированного до одного терминального цветка. Завязь разделена иногда неполными перегородками на 2—3 гнезда, в каждом из которых по 2 семязачатка. Семязачатки с одним интегументом. Гинецей синкарпный, иногда переходный к паракарпному, состоит из 2—3 плодолистиков. Костянкообразный плод, внешне, как было сказано выше, напоминающий желудь, окружен при основании многочисленными черепитчато налегающими опушенными листочками. Наверху его сохраняются столбики. Гладкие блестящие плоды с тонким перикарпием и мясистым мезокарпием охотно поедают птицы. Внутри плода находятся 2—3 односемянные косточки. Семена состоят из довольно крупного зародыша, окруженного тонким слоем эндосперма.

Баланоповые практически не имеют особого хозяйственного значения. В Австралии местное население использует древесину баланопса для различных поделок.

ПОРЯДОК ЛЕЙТНЕРИЕВЫЕ (LEITNERIALES)

СЕМЕЙСТВО ЛЕЙТНЕРИЕВЫЕ (LEITNERIACEAE)

Семейство включает единственный род *лейтнерию* (Leitneria) с одним видом — *лейтнерией флоридской* (L. floridana, рис. 173).

Лейтнерия — листопадное деревце или кустарник высотой до 6 м, с рыхлой открытой, высоко расположенной кроной, с толстыми короткими ветвями. Листья плотные, простые, цельные, от продолговато-овальных до эллиптических, заостренные с обоих концов, без прилистников. Черешки тонкие, длинные. Молодые ветви, почки, черешки, нижняя поверхность листьев войлочно-шелковистоопушенные однорядными простыми и железистыми волосками. Кора гладкая, светло-коричневая. Лейтнерии имеют очень мягкую, исключительно легкую древесину. Она даже легче пробки. Недаром в Америке ее зовут пробковой. Легкость древесины связана с особенностями ее строения. Характерной чертой этих растений является наличие в сердцевине, черешках и жилках листьев и других частях крупных секреторных каналов с желтым смолистым содержимым; в коре имеются танниносодержащие клетки; а в сердцевине — многочисленные кристаллы.

Лейтнерия — двудомное растение. Цветки собраны в однополые сережки. Цветки мелкие, однополые, невзрачные, типично анемофильные. Мужская сережка состоит из 40—50 трехцветковых, сильно редуцированных дихазиев. Тычинок в каждом дихазии в пазухе кроющей чешуи 2—12 (не более 4 в каждом цветке), редко до 15. Они расположены тремя группами, причем их число зависит от положения на оси сережки (на ее концах тычинки отсутствуют). Вторичные брактеи, околоцветник и рудименты гинецея в дихазиях отсутствуют. При цветении ось соцветия сильно вытягивается, становится гибкой, повислой и высовывающиеся экстрорзные пыльники рассеивают сыпучую, летучую, желтую, обильную пыльцу.

Женские сережки мельче, более тонкие, с плотными осями. В пазухе брактеи располагается один сильно редуцированный трехцветковый дихазий, часто принимаемый за цветок; он подпирается двумя вторичными брактеями. В отличие от мужского цветка в женском имеется рудиментарный диск, обертка или околоцветник (чашечка либо венчик) из нескольких (4—8) неодинаковых по размеру чешуек, самая большая из которых расположена почти латерально. Гинецей из одного плодолистика с линейным мясистым столбиком; на внутренней стороне его протягивается низбегающее, толстое, продолговатое, красноватое рыльце. Завязь овальная, гладкая, сидячая, одногнездная. Плод костянкообразный, эллипсоидальный, продолговатый, светло-коричневый. Семя крупное, с большим, мясистым, удлиненным, прямым зародышем, заполняющим гнездо; зародыш с тонкими, очень широкими семядолями, с эндоспермом, клетки которого заполнены крахмалом, и с несколькими слоями перисперма. Зародыш имеет длинный подвесок. В каждой сережке бывает собрано по 1—4 плода.

Формируются сережки к осени предыдущего года. Цветет лейтнерия весной, до распускания листьев. Опыляется ветром. Плоды развиваются очень быстро.

Лейтнерия — эндемик умеренной зоны юго-восточных районов Северной Америки. Это ти-

Рис. 173. Лейтнерия флоридская (Leitneria floridana):
1 — ветвь с листьями и пазушными вегетативными почками; *2* — часть ветви с репродуктивными (женскими) почками; *3* — отрезок побега с репродуктивными (мужскими) почками (*2* и *3* — зимой, после сбрасывания листьев); *4* — часть ветви с цветущими мужскими соцветиями; *5* — пылящее мужское соцветие с обнаженными пыльниками; *6* — деталь мужского соцветия (тычиночные нити своим основанием прирастают к чешуе); *7* — тычинка; *8* — ветвь с цветущими женскими соцветиями; *9* — цветущее женское соцветие (рыльца выступают из-под чешуй); *10* — женский цветок; *11* — продольный разрез завязи во время цветения; *12* — созревший плод; *13* — продольный разрез зрелого плода и семени.

пичное топяное растение. Она широко распространена на глубоких топях с богатыми почвами и на влажных болотистых никогда не просыхающих местах, где вода стоит на 3—6 футов. Здесь лейтнерия обитает совместно с другими южными топяными растениями, такими, как нисса одноцветковая, планера водная, таксодиум и др. Особенно хорошо она чувствует себя в зарослях горицвета густоцветкового, формирующего плавающие острова. Лейтнерия занимает твердь этих островов, образуя раскидистую поверхностную корневую систему и давая вертикальные корневые отростки. На таком острове создаются целые заросли лейтнерии с преобладанием одного пола. Это густые,труднопроходимые, «ложнокустарниковые» заросли, поскольку каждая ветвь является по существу деревцем. Обычно на таких топях стволы обильно обрастают мхами.

В настоящее время ввиду осушения больших территорий ареал лейтнерии сильно сокращается.

Древесина лейтнерии находит хозяйственное применение благодаря ее исключительной легкости и плавучести.

По декоративным качествам лейтнерия не имеет особого значения, но она представляет большой интерес в ботаническом отношении и поэтому ее охотно разводят в ботанических садах (в нашей стране в Батумском ботаническом саду).

ПОРЯДОК МИРИКОВЫЕ (MYRICALES)

СЕМЕЙСТВО МИРИКОВЫЕ (MYRICACEAE)

Представители этого небольшого семейства, состоящего из 3 родов и более чем 50 видов, имеются на всех континентах, за исключением Австралии и Антарктиды. Наиболее известный вид — *мирика болотная*, или *болотная мирта* (Myrica gale, табл. 46),— занимает северную часть ареала мириковых. Мирика болотная селится преимущественно по морским побережьям, реже — возле крупных озер (например, на западном берегу Ладожского озера), образуя, как правило, заросли по берегам небольших зарастающих водоемов, на заболоченных приморских лугах, в междюнных болотцах. Это невысокий (0,5—1,5 м) двудомный кустарник, обладающий тонким смолистым запахом. Как и у большинства других ветроопыляемых древесных растений, цветение у мирики болотной начинается до появления листьев, обычно в мае. Женские особи растут отдельно от мужских и встречаются в меньшем количестве, чем мужские, на более сухих местах.

Весной, когда большинство растений, сопутствующих мирике болотной, уже зазеленело, она еще безлистна, а многочисленные раскрывшиеся мужские сережки (снаружи коричневые), располагающиеся в верхней части кустов, лишь подчеркивают на фоне молодой зелени ивняка общий бурый тон зарослей мирики. Глаз путника, ищущего в эту пору ярких красок весенних цветов, обычно не останавливается на мирике. Но более внимательный наблюдатель, натуралист по духу, с помощью увеличительного стекла может мгновенно погрузиться в красочный мир, познать скрытую красоту растений. Невзрачные на первый взгляд мужские сережки (длиной всего около 1 см, редко до 2 см) под лупой преображаются. В пазухах бурых чешуй на коротких тычиночных нитях (тычинок обычно 4), сросшихся при основании, сидят фиолетовые сверху и зеленовато-желтые с боков пыльники. Это и есть мужской цветок мирики болотной (в сережке их 25—35). Отсутствие околоцветника возмещается в цветовом отношении яркими золотисто-желтыми пятна-

ми при основании чешуй. Исследование под микроскопом с небольшим увеличением показывает, что пятна образованы скоплениями мельчайших янтарного облика «бусинок» — смолистых выделений железок, которые у мирики болотной располагаются также на связниках тычинок, а на листьях видны и невооруженным глазом в виде мелких беловатых точек. Выделениям железок и обязано растение своим приятным смолистым ароматом. С этим же связано и латинское видовое название gale, произведенное от кельтской основы gal (бальзам).

Мужской цветок мирики болотной расположен в пазухе чешуи (прицветника). Недавно, в 1973 г., установлено, что в самом начале развития в мужском цветке мирики болотной появляются также два прицветничка, однако вскоре они прекращают рост и в зрелом цветке незаметны. Единственный в пазухе прицветника мужской цветок мирики болотной рассматривается как редуцированная боковая (вторичная) сережка. Это подтверждается наличием у других мирик (например, у *мирики съедобной* — M. esculenta) сложных метельчатых соцветий, имеющих до трех порядков ветвления. В редчайших случаях и у самой мирики болотной встречаются разветвленные соцветия.

Пыльники раскрываются продольно, высыпая множество округлых пыльцевых зерен, имеющих три поры и характерное для группы близких к мириковым семейств (например, березовых) щитовидное утолщение вокруг пор.

Женские сережки несколько мельче мужских, содержат по 20—25 цветков, лишенных ярко окрашенного околоцветника. Кроме гинецея, образованного двумя, редко тремя плодолистиками, в пазухе кроющей чешуи (прицветника) имеются 2 прицветничка, срастающихся с завязью. Короткий столбик оканчивается двумя длинными нитевидными темно-красными рыльцами. Женские цветки созревают позднее мужских. Ось женского соцветия в процессе развития плодов одревесневает и остается на растении в течение нескольких сезонов. Плоды односемянные, сухие, костянковидные, покрытые железками, без воскового налета.

Вскоре после цветения начинается закладка соцветий следующего года. В августе как мужские, так и женские цветки новой генерации вполне сформированы, а рыльца приобретают красный цвет после первых заморозков, уже в ноябре.

У мирики болотной отмечено интереснейшее явление — изменение пола от сезона к сезону, чаще всего захватывающее целую заросль. Растения, год назад дававшие мужские соцветия, в новом сезоне оказываются покрытыми женскими сережками, а еще через год могут стать однодомными, т. е. иметь и мужские и женские ветви. Иногда однодомность продлевается на несколько лет. В значительно более редких случаях развиваются смешанные соцветия — с мужскими и женскими цветками, еще реже образуются обоеполые цветки.

Мирика болотная описывалась в ботанических сочинениях XVI и XVII вв. как растение атлантических побережий Европы и практически всех прибрежных стран Северного и Балтийского морей. Позднее она была открыта в Северной Америке, а также на востоке Азии. При этом аляскинские и восточноазиатские растения по признаку опушенности листьев считаются либо разновидностью мирики болотной, либо самостоятельным видом — *мирикой опушенной* (M. tomentosa). Мирике болотной родственна *мирика Хартвега* (M. hartwegii), растущая в Орегоне, Калифорнии и Мексике. Эти виды составляют секцию мирика (Myrica) рода мирика, которая столь своеобразна, что расценивается некоторыми ботаниками даже как особый род.

Секция файя (Faya) содержит два североамериканских вида и *мирику файя*, или *файяль* (M. faya),— небольшое дерево (высотой до 8 м), входящее в состав лавровых лесов на острове Мадейра, Канарских и Азорских островах, а также заселяющая пустоши на месте сведенных лесов. Файяль растет и в Португалии, но считается здесь заносным, хотя и вполне одичавшим растением.

Интересна *мирика восконосная* (M. cerifera), обитающая в Северной и Центральной Америке,— кустарник или небольшое дерево (высотой до 10 м). Ее плоды покрыты толстым восковым покровом, с чем и связаны не только видовой эпитет, но и обиходное русское название рода — восковник, или восковница. Растительный воск (который химик назвал бы маслом) мирики восконосной еще в доисторические времена применялся для освещения аборигенным населением Америки. Одно из английских названий этого вида — Candleberry, т. е. «свечная ягода», как раз и указывает на прошлое и нынешнее применение растительного воска в свечном производстве. Растительный воск этого и других видов мирики используют также при изготовлении мазей, мыла, полировочных паст, лекарств. «Восконосные» виды мирики, распространенные в Америке и Африке, выделены в секцию церофора (Cerophora).

Восковой налет на плодах имеется и у видов секции морелла (Morella), например, у *мирики красной* (M. rubra, рис. 174). Это дерево высотой 5—15 м, обычно с цельнокрайними кожистыми листьями, широко разводится в Японии, Китае и Индокитае прежде всего из-за съедобных плодов, но также в качестве лекарст-

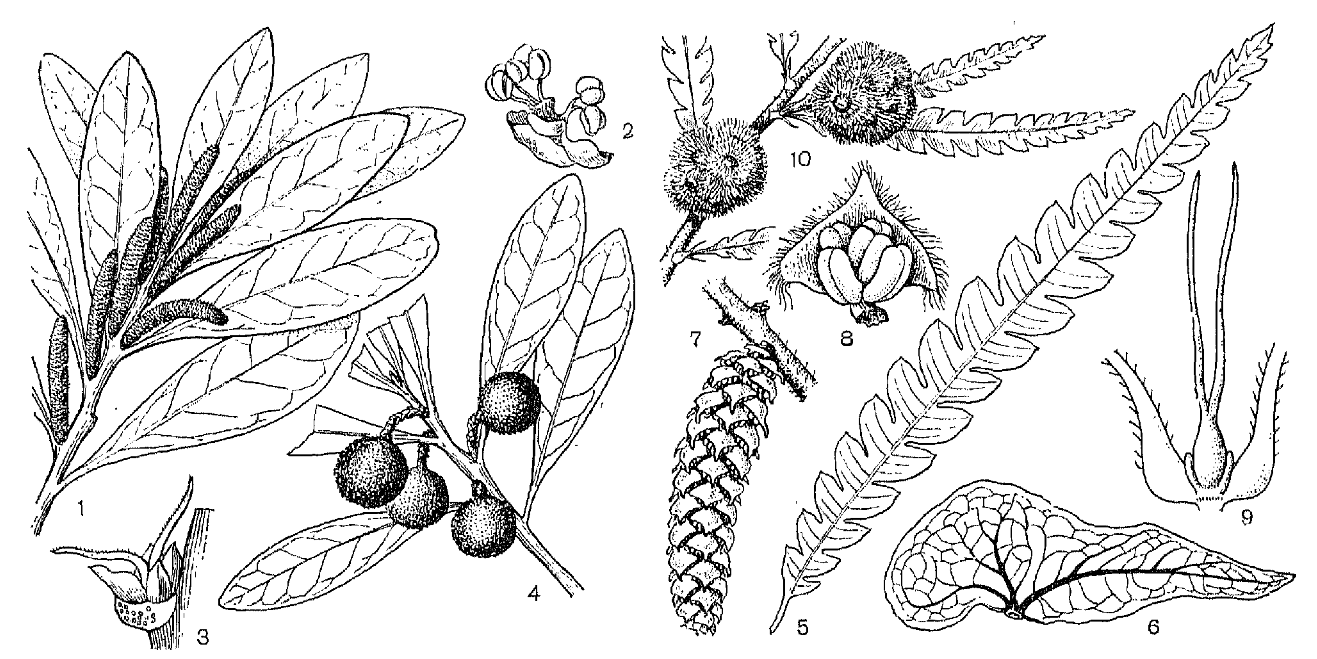


Рис. 174. Мириковые.

Мирика красная (Myrica rubra): *1* — ветвь с мужскими соцветиями; *2* — мужской цветок; *3* — женский цветок; *4* — ветвь со зрелыми плодами. Комптония иноземная (Comptonia peregrina): *5* — лист; *6* — прилистник (увел. около 10); *7* — мужское соцветие; *8* — мужской цветок; *9* — женский цветок; *10* — ветвь с листьями и зрелыми плодами.

венного, технического (дубители, красная и желтая краски из коры) и декоративного растения. Плоды мирики красной, слегка удлиненные или округлые (диаметром 2—3 см), имеют довольно грубую поверхность и очень сочную и ароматную кисло-сладкую мякоть. Внешне и по вкусу они напоминают землянику, в связи с чем получили неправильное с точки зрения ботаника торговое название «арбутус» (настоящее земляничное дерево — Arbutus — относится к вересковым). Плоды употребляют в пищу в сыром и консервированном виде, из них изготовляют компоты и прохладительные напитки. В процессе длительной культуры выведено большое количество сортов мирики красной. Сделана попытка введения ее в культуру на Кавказе (Сухуми).

Близка к мирике красной мирика съедобная, ареал которой охватывает юго-восток Азиатского континента, часть Больших Зондских островов и Филиппины. Здесь распространена и *мирика яванская* (M. javanica) — типично горное растение, обитающее на высоте 900—3300 м. Плоды этих видов также съедобны.

В роде мирика не менее 50 видов. Кроме упомянутых районов их распространения, следует указать также Южную Америку (Анды), тропическую и Южную Африку, Мадагаскар, Новую Гвинею, Микронезию. Среди мирик имеются листопадные и вечнозеленые виды. Листья цельнокрайние или зубчатые в разной степени (у мирики болотной зубцы лишь в верхней части листа), реже — с небольшими неправильной формы лопастями (южноафриканская *мирика дуболистная* — M. quercifolia). Цветки всех мирик лишены околоцветника, количество тычинок колеблется от 2 до 20, гинецей из 2, редко 3 плодолистиков. Для многих видов мирики установлено наличие корневых клубеньков, способствующих усвоению атмосферного азота. Клубеньки мирик содержат не бактерии, как у бобовых, а грибы (актиномицеты) и носят название микодомациев, т. е. грибных камер.

Близким к мирике и иногда объединяемым с ней родом является эндемик атлантической Северной Америки *комптония* (Comptonia) с единственным видом — *комптонией иноземной* (C. peregrina, табл. 46). Комптония четко отличается от мирики наличием прилистников (рис. 174) и узкими, длинными, перистолопастными листьями, сходными с листьями папоротников (ее английское название — sweet fern, т. е. «сладкий папоротник»). Подобно мирике, комптония в прежние геологические времена (с начала позднего мела, 95 млн. лет назад) была широко распространена, причем не только в Северной Америке, но даже в большей степени в Евразии. Современный вид комптония иноземная не обнаруживает, однако, признаков вымирания. Она прекрасно растет не только в естественных растительных сообще-

ствах, но освоила и нарушенные человеком земли, постоянно встречаясь вдоль дорог, на пустошах, а также на пожарищах. В самой северной части ареала, в Канаде, по соседству с районами вечной мерзлоты, комптония образует сплошные заросли на бедных песчаных почвах, а ее южные местообитания в Вирджинии находятся на границе с субтропиками. Способность произрастать на бедных почвах легко объясняется наличием у нее, как и у мирик, микодомациев.

Третий род семейства — *канакомирика* (Canacomyrica), эндемик Новой Каледонии, представлена единственным видом *канакомирикой горной* (C. monticola). Многие ботаники исключают канакомирику, внешне сходную с мирикой, из семейства, указывая, что канакомирика имеет признак, не свойственный настоящим мириковым: висячий анатропный семязачаток (в противоположность ортотропному базальному семязачатку остальных мириковых). Другие ботаники считают канакомирику составляющей отдельное подсемейство в семействе мириковых. Но в любом случае род канакомирика, еще, правда, слабо изученный, являет собой как бы связующее звено между мириковыми и ореховыми.

ПОРЯДОК ОРЕХОВЫЕ (JUGLANDALES)

СЕМЕЙСТВО РОИПТЕЛЕЙНЫЕ (RHOIPTELEACEAE)

Это семейство состоит из одного рода *роиптелея* (Rhoiptelea), единственный вид которого *роиптелея тысячецветковая* (R. chiliantha, рис. 175) обитает в Северном Вьетнаме и в Юго-Западном Китае на высоте 500—1500 м.

Роиптелея — листопадное дерево, обычная высота которого 8—20 м, ствол достигает в толщину 60 см. Ветви роиптелеи покрыты бесчисленными чечевичками и ароматичными железками. Видовым названием «тысячецветковая» австрийский ботаник Х. Хандель-Мацетти, впервые описавший это растение в 1932 г., подчеркнул обилие цветков в больших соцветиях роиптелеи. Описывая новый род, Х. Хандель-Мацетти одновременно установил его принадлежность к особому семейству, роиптелейным, но колебался в отнесении его к определенному порядку. Он сравнил роиптелею с ореховыми и ильмовыми. Сходство с ильмовыми бросается в глаза: плоды ильма и роиптелеи очень сходны, особенно если иметь в виду лишь общее очертание крыльев и расположение семени. С представителями семейства ореховых, а именно, с родом альфароя, роиптелею сближает строение древесины (тонкостенные волокнистые трахеиды, смешанно-гетерогенные лучи, очередная поровость боковых стенок сосудов). Впрочем, у роиптелеи имеется сходство в строении древесины и с диптеронией из кленовых.

Цветки роиптелеи мелкие, в длинных сережках, состоящих из трехцветковых дихазиев. Сережки соединены в верхушечные, изящно изогнутые (поникающие) соцветия. Три цветка дихазия окружены крупным прицветником. Боковые цветки дихазия женские, как правило, недоразвитые, сидячие, с двумя супротивными прицветничками, срединный—обоеполый. В этом проявляется несходство с собственно ореховыми, имеющими однополые цветки. Но многие ботаники видят в сильно редуцированном дихазии роиптелеи прообраз предкового для семейства ореховых дихазия, который у них упрощен настолько, что боковые цветки исчезли, а срединный стал однополым.

Срединный цветок роиптелеи, сидящий на короткой цветоножке, снабжен двумя прицветниками и состоит из четырех пленчатых однонервных листочков простого околоцветника бурого цвета, черепитчато расположенных, остающихся при плодах, шести несросшихся тычинок и гинецея с двулопастным рыльцем. Завязь верхняя, двугнездная, но полного развития достигает лишь одно гнездо, несущее гемитропный семязачаток (у собственно ореховых — ортотропный), прикрепленный к перегородке. Семя с прямым зародышем, лишено эндосперма.

Плод у роиптелеи — двукрылый орех. Два его пленчатых крыла возникают из стенки завязи. Крылья, срастаясь, образуют круг диаметром 5—8 мм, прерываемый лишь на верхушке прямоугольным синусом. Плоды такого типа рассматриваются среди распространяющихся посредством ветра плодов и семян (ильма, березы, казуарины) как более примитивные сравнительно с плодами многих «крылоплодных» ореховых(энгельхардии, ореомуннеи), а также граба и хмелеграба, имеющих более развитые летательные аппараты при плодах.

Тычинки в цветке с короткими нитями, двугнездные пыльники вскрываются продольно. Связник с мелкими железками, чем напоминает связник мириковых. Пыльцевые зерна трехбороздно-поровые (редко четырехбороздно-поровые), с утолщениями в области апертур, сходные с пыльцевыми зернами родов орех, кария и энгельхардия.

Листья роиптелеи очередные, сложные (непарноперистые), длиной до 40 см, покрыты щитовидными желёзками; в отличие от собст-

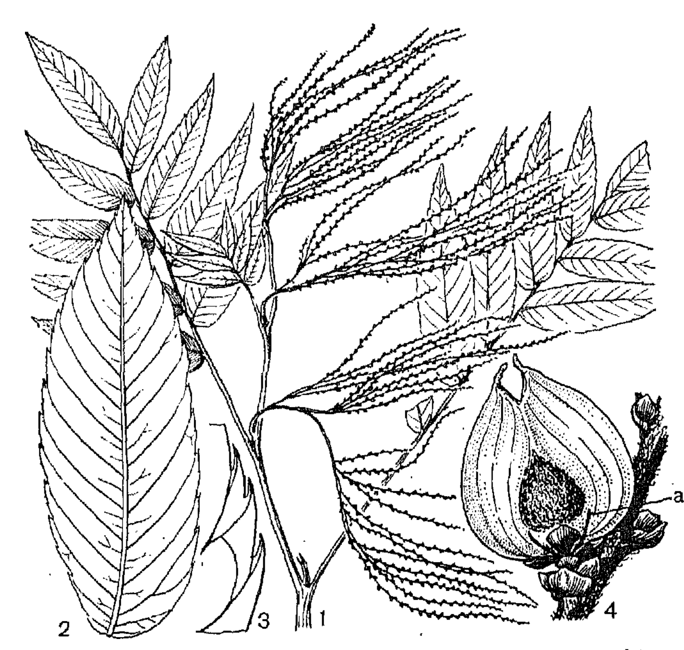


Рис. 175. Роиптелея тысячецветковая (Rhoiptelea chiliantha):

1 — побег с листьями и цветками (в бутонах); *2* — листочек; *3* — фрагмент края листочка; *4* — плод с остающимися частями цветка (*а* — тычинка).

венно ореховых имеют прилистники (овальной формы, остроконечные, рано опадающие). Листочки продолговато-ланцетовидные, перистонервные, заостренные, зубчатые.

Роиптелейные многими ботаниками рассматриваются как наиболее примитивный представитель порядка ореховых. Некоторые специалисты выделяют их даже в особый порядок роиптелейных (Rhoipteleales).

СЕМЕЙСТВО ОРЕХОВЫЕ (JUGLANDACEAE)

Семейство ореховых включает 7 родов и около 60 видов, широко распространенных в умеренных и субтропических областях северного полушария (карта 16). Многие ореховые произрастают и в тропиках, но главным образом в горах. В южном полушарии встречаются виды только двух родов — ореха и энгельхардии.

Ореховые — деревья (редко кустарники), обычно листопадные, с тонкими ароматическими перистосложными листьями без прилистников. Лишь у видов энгельхардии листья кожистые, сохраняющиеся на дереве бо́льшую часть года и опадающие в сухое время.

Древесина плотная, с четкими годичными кольцами (за исключением энгельхардии и южноамериканских видов ореха). У двух родов (ореха и птерокарии) отмечена перегородчатость (септированность) сердцевины в молодых ветвях, которую обычно рассматривают как следствие быстрого роста листьев.

Цветки ореховых однополые, некрупные и невзрачные, как правило, собраны в однополые соцветия (женские цветки иногда одиночные). *Околоцветник, если имеется, простой*, четырехчленный. Цветки обычно однодомные (двудомными иногда бывают у энгельхардий), расположенные в пазухах прицветников, большей частью цельных (у энгельхардии, ореомуннеи и альфарои трехлопастных). Каждый цветок расценивается, впрочем, как редуцированный до одного цветка трехцветковый дихазий (типа дихазия роиптелеи, но однополый).

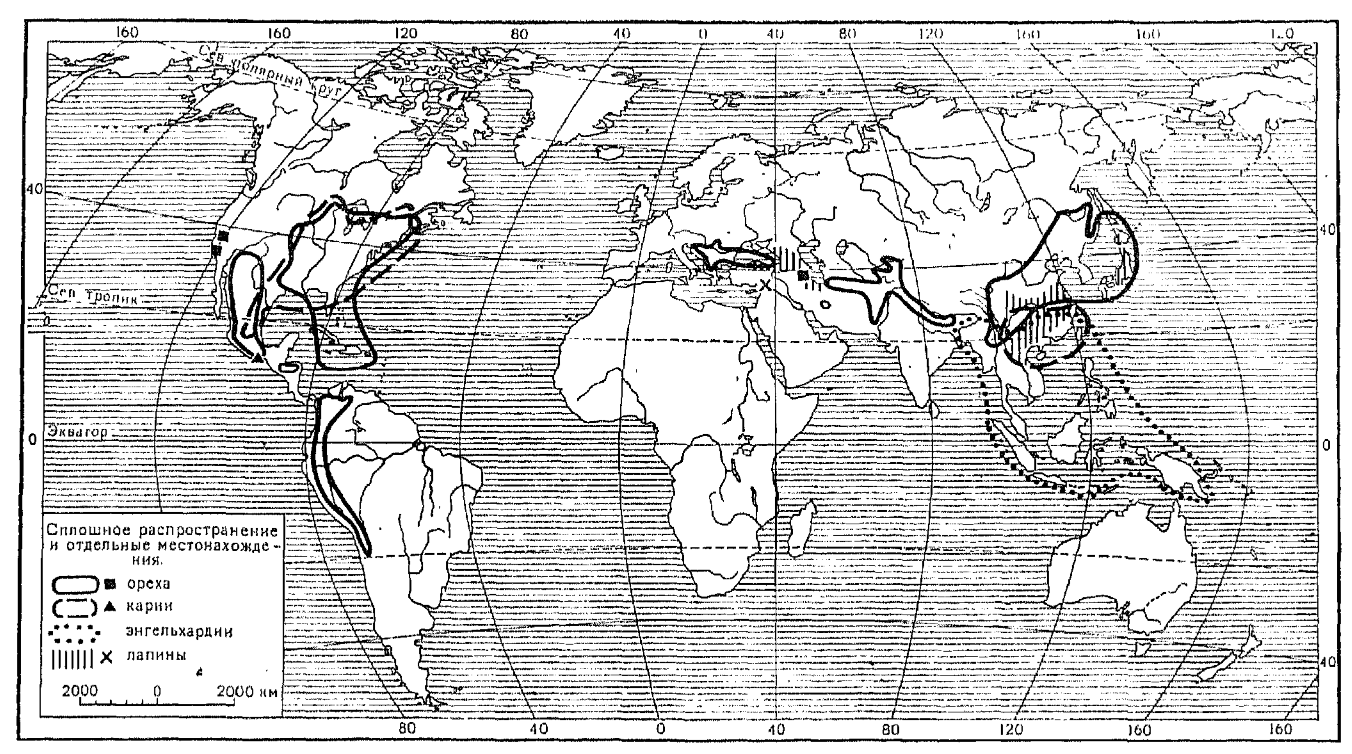
Мужские цветки почти у всех видов зигоморфные, с двумя прицветничками, со свободными тычинками (которых может быть от 2 до 105) на коротких нитях; пыльники двугнездные. Женские цветки актиноморфные, с двумя прицветничками (иногда отсутствующими) и синкарпным гинецеем из двух плодолистиков (изредка бывает 3—4 плодолистика); рыльце крупное, обычно двулопастное.

Плод костянковидный (за одним исключением), крылатый или бескрылый (рис. 176). Семя крупное, без эндосперма, разделенное обычно на 2 лопасти (иногда на 4 и даже на 8 лопастей).

Основное хромосомное число равно 16. Растения обычно диплоидные ($2n = 32$), реже тетраплоидные ($2n = 64$); отмечены аномальные числа хромосом.

Значение ореховых в жизни человека велико и многогранно. Древесину практически всех видов применяют в строительстве, но мировая известность — лишь у древесины ореха. Плоды ореха и карии широко используют как пищевой продукт. Кору и оболочку плодов применяют для изготовления красителей. Листья имеют лекарственное значение. По крайней мере у трех родов ореховых листья содержат яд, парализующий рыб. Некоторые индейские племена в Мексике для оцепенения рыб раздавливают молодые листья пекана и *ореха наскального* (Juglans rupestris) и опускают их пучками в воду. На Суматре местное население для этой же цели использует *энгельхардию Роксбро* (Engelhardia roxburghiana).

Наиболее известным родом семейства является *орех* (Juglans), в составе которого, вероятно, насчитывается не более 20 видов (не считая подвидов, которые некоторыми ботаниками возводятся в ранг видов). Самый знаменитый из них — *орех грецкий*, или *царский* (J. regia). Научное латинское название было дано этому растению Карлом Линнеем, использовавшим древнеримские его обозначения. Римляне называли плод ореха basilicon (царский), а также juglans, что представляет собой народное сокращение выражения Jovis glans, т. е. желудь Юпитера (Jovis — родительный падеж от Juppiter), иными словами, божественный желудь,



Карта 16. Арсалы родов семейства ореховых.

обладающий в противовес обычному желудю превосходным вкусом.

Чрезвычайно высоко ценимая еще с древности древесина ореха грецкого (легко обрабатываемая, плотная, прочная, не дающая трещин, не меняющая объема под действием тепла и очень красиво окрашенная — от светло-серой до темно-коричневой), известная во многих странах под именем «орех», до сих пор употребляется для изготовления дорогой мебели, ружейных лож и пистолетных рукоятей (преимущественно спортивных моделей оружия), различных поделок. Особую ценность имеют так называемые капы — наплывы при основании стволов, достигающие колоссальных размеров и массы (до 1 т). Популярность древесины ореха столь велика, что на мировом рынке продается много ее заменителей (древесина растений, относящихся к 9 другим родам и 7 семействам).

Грецкие «орехи» и в наши дни ценятся как прекрасный пищевой продукт, употребляемый в сыром виде и в различных кондитерских изделиях. В «Толковом словаре» В. И. Даля «орех» определен как «древесный плод в твердой, крепкой скорлупе». В качестве примеров приведены орех грецкий и орешник, или лещина (Corylus). Однако такое обиходное представление о плоде типа орех не совпадает с ботаническим (нерастрескивающийся сухой односемянный плод). Из двух примеров В. И. Даля лишь плод лещины признается ботаниками настоящим орехом. Путаница происходит из-за того, что плоды ореха грецкого обычно поступают в продажу без внешней мягкой оболочки, состоящей, в понимании ботаника, из двух слоев — наружного тонкого экзокарпия и мягкого промежуточного мезокарпия. Твердая скорлупа грецких «орехов» является внутренним слоем плода — эндокарпием, в данном случае косточкой. Поэтому и сам плод ореха грецкого ботаники называют костянковидным или ложной костянкой (он не является настоящей костянкой; типичные сочные костянки — всем известные сливы, вишни, персики), а по более точной терминологии — нижней (так как развивается из нижней завязи в противовес типичной костянке) сухой синкарпной костянкой. Внутри косточки находится «ядро» — одно семя, лишенное эндосперма, с двумя своеобразными крупными морщинистыми семядолями, разделенными каждая на две лопасти. Из семян добывают масло, имеющее, кроме пищевого, техническое применение (например, в масляной живописи, в полиграфии). Из внешней оболочки плода получают очень стойкие краски (черную и коричневую).

По русскому названию вида можно думать, что родиной ореха грецкого является Греция. И он действительно в диком состоянии растет в Греции. Однако у ботаников имеются серьезные основания считать, что орех грецкий лишь

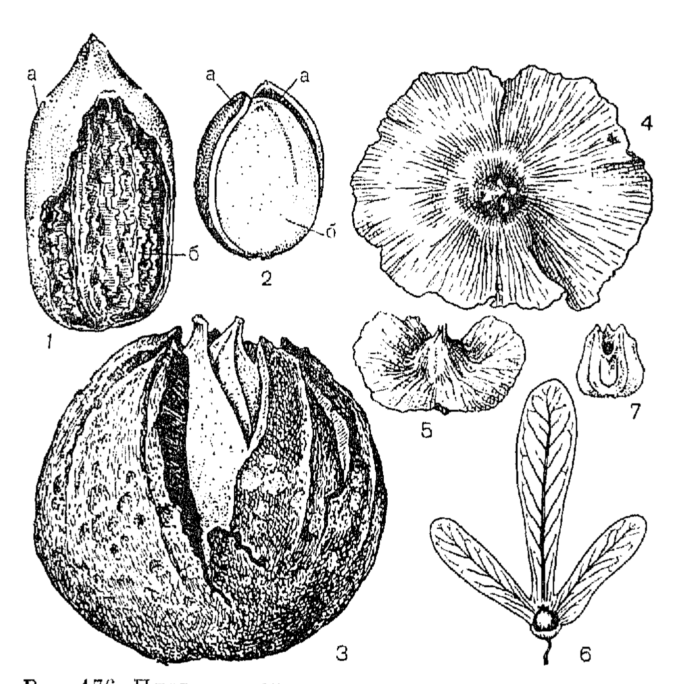


Рис. 176. Плоды ореховых:

1 — орех серый (Juglans cinerea) (*а* — экзокарпий и мезокарпий,— на рисунке частично убраны, *б* — ребристый эндокарпий); *2* — пекан (Carya illinoënsis) (*а* — экзокарпий и мезокарпий, *б* — эндокарпий); *3* — кария китайская (Carya sinensis); *4* — птерокария палиурусовидная (Pterocarya paliurus); *5* — лапина кавказская (Pterocarya fraxinifolia); *6* — энгельхардия Валлиха (Engelhardia wallichiana); *7* — платикария шишконосная (Platycarya strobilacea), *1—6* — увел. 0,8; *7* — увел. 2,4.

одичал здесь много веков назад. Интересно, что, кроме чисто ботанических аргументов, к решению этого вопроса можно привлечь также данные из области языкознания!

В самом деле, попробуем установить, как возникло русское словосочетание «грецкий орех»? Сама форма слова «грецкий» подсказывает нам, что оно является древним в русском языке: без слова «орех» оно не употребляется в наши дни в живой речи. В книжном же языке его изредка можно встретить как архаизм и обязательно в сочетании с другими словами, например «грецкая губка» (морская губка), «грецкое вино», обозначающими предметы былой торговли иностранных купцов на Руси. Словом «Греки» наши предки обозначали Византию («путь из Варяг в Греки»), которая прекратила свое существование под ударами турок-османов в 1453 г. Следовательно, слово «грецкий» применительно к византийскому импорту могло возникнуть на Руси до последнего события. Но заглянем еще глубже в историю. Оказывается, что и знаменитый римский ученый Марк Теренций Варрон (I в до н. э.) в труде «О сельском хозяйстве» называл орех греческим (juglans nux graeca). В Рим грецкий орех попал, следовательно, из Эллады. Обратившись к самому раннему в истории человечества научному труду по ботанике, автором которого был древнегреческий ученый Теофраст (IV—III вв. до н. э.), мы увидим, что он называл это растение персидским орехом. Но в XIX в., когда начался расцвет палеоботаники, остатки орехов (плоды и листья) были обнаружены в третичных и четвертичных отложениях Европы. Это показалось ученым того времени несомненным доказательством непрерывного существования ореха грецкого в Европе с третичного времени. Лишь более точными исследованиями, проведенными в наши дни, было установлено, что эти ископаемые орехи родственны не ореху грецкому, а другим видам рода, сохранившимся до наших дней лишь в Северной Америке.

Учитывая свидетельство Теофраста и современные данные о распространении ореха грецкого, можно считать областями его, безусловно, естественного распространения Южный Казахстан, Среднюю Азию, Иран, Афганистан, западные части Гималаев и Тибета, юго-восток Закавказья (Талыш). В других частях Закавказья, например в Западной Грузии, огромные леса из ореха грецкого справедливо расцениваются как разросшиеся древние сады, заброшенные еще во время грузино-персидских и грузино-турецких войн. Путешествовавший в 1924 г. по Афганистану замечательный русский генетик, растениевод и ботаник Н. И. Вавилов писал, что Афганистан в целом входит в общий ареал дикого ореха грецкого, но в ряде замкнутых районов, например в Кафиристане, имеются следы древней самостоятельной культуры этого растения. Также и в Малой Азии и в Европе дикорастущие орехи грецкие следует считать потомками одичавших культурных растений. О том, что в Европе действительно было так, имеется и лингвистическое свидетельство.

Если мы нанесем на карту названия ореха грецкого на всех европейских языках, то обнаружим, что у романских народов, внутри бывшей Римской империи, название ореха грецкого преобразовалось просто в «орех» (нук по-молдавски, nuc по-румынски, noce по-итальянски, nogal по-испански, словом, все производные от латинского nux). На окраинах же Римской империи и у ее германских и славянских соседей орех грецкий получил название «волóшский орех»: ořešák **vlašský** по-чешски, orzech **włoski** по-польски, Walnuss по-немецки, valnød по-датски, walnut по-английски и даже у украинцев — горіх волоський. Волóхами же называли в прежнее время чужеземцев, римлян (древневерхненемецкое Walh). И сейчас еще так называют румын, обитателей Валахии. Ясно, что в течение многих веков орех грецкий, разводимый почти повсеместно на территории Римской империи, ввозился в

более северные страны и там делались попытки вводить его в культуру. Ведь в наши дни удается выращивать его и в Ленинграде, и в Норвегии (где имеются плодоносящие экземпляры).

Орех грецкий разводится теперь почти во всех странах мира и во многих местах дичает. Он вполне натурализовался, например, в Северной Америке, где, как установлено, его плоды запасает впрок индейский медведь (Ursus torquatus), содействуя тем самым распространению этого растения. Разносят плоды ореха и некоторые птицы. Белки срывают плоды с ветвей, закапывают в землю, тщательно маскируя. Они используют запасы некоторое время спустя, когда внешний слой плода разрушается. Разумеется, часть спрятанных плодов остается неотысканной, они прорастают и дают начало новым особям.

В результате многовековой культуры выведено огромное количество сортов ореха грецкого, в том числе мягкоскорлупный, мамонт (крупные плоды), бомба (очень крупные плоды, тонкая скорлупа), рано созревающий (цветет уже в трехлетнем возрасте, тогда как дикие экземпляры — лишь с 10 лет), специальные сорта для получения масла и т. д.

Плоды и древесина ореха грецкого известны каждому, но его цветками мало кто интересуется. Более того, в Средней Азии многие старики, всю жизнь наслаждавшиеся тенью этих высоких, с обширной кроной деревьев, считают, что орех грецкий не цветет вовсе («Умрет тот, кто увидит цветок ореха»,— говорят они). Действительно, на большой высоте невзрачные цветки ореха грецкого малозаметны, да и просто не считаются за цветки.

Мужские цветки собраны в зеленые, свисающие в период цветения сережки, длина которых доходит до 12 см. Сережки закладываются летом на молодых побегах, к осени они представляют собой крупные конические почки, которые в таком состоянии перезимовывают, а в апреле — мае распускаются одновременно с листьями, и происходит быстрый рост соцветия. Каждый цветок располагается в пазухе прицветника. Начало формирования цветка относится к июню предыдущего года. Первыми образуются 2 меристематических бугра (будущие прицветнички), следом за ними еще 4 (листочки простого околоцветника, срастающиеся впоследствии основаниями). Одновременно в неопределенном количестве возникают бугорки — будущие тычинки. Из тычиночных бугров ранней весной формируются тычинки на коротких нитях. В верхних цветках соцветия их по 6—8, в нижних — по 20—30.

Опыление происходит с помощью ветра. Пчелы посещают преимущественно мужские цветки (ради пыльцы), поэтому их участие в опылении не может быть существенным. Перекрестное опыление обеспечивается разновременностью развития мужских и женских цветков (разница в сроках цветения — 15 суток) на одном растении (протогиния, реже протандрия). Пыльцевые зерна (округлой формы, 3—4-поровые до многопоровых) ореха грецкого быстро теряют способность к прорастанию (через 2—3 суток). При большой густоте насаждений это приводит к перенасыщению воздуха стерильной пыльцой, которая инактивирует рыльцевые поверхности, и процент оплодотворенных женских цветков резко снижается. Видимо, из-за этого наиболее урожайны одиноко стоящие деревья (некоторые гигантские экземпляры дают до 50 тыс. плодов в год), у которых преобладают женские цветки. Плантации ореха грецкого приходится поэтому закладывать с учетом расстояний между взрослыми особями.

Женские цветки одиночные или собраны по 2—4 в верхней части побегов. Каждый цветок расположен в пазухе прицветника, снабжен двумя прицветничками и простым околоцветником, состоящим из четырех сросшихся основаниями листочков.

При вторичном цветении (осенью) иногда образуются обоеполые цветки. Подобные аномалии вообще довольно нередки у культурных и одичавших растений. В Киргизии и Таджикистане ботаник Т. Дускабилов обнаружил также экземпляры, дающие обоеполые цветки весной, при первичном цветении. Эти растения к тому же необычайно рано — уже на первых годах жизни — дают цветки и плодоносят.

Описаны также аномальные случаи образования обоеполых соцветий (в нижней части — женские, в верхней — мужские цветки). Это было замечено, например, во Франции у культурных сортов ореха (на привитых экземплярах).

Орех грецкий является лесообразующим деревом. Леса из ореха грецкого встречаются даже в районах, где это растение заведомо не аборигенное.

В Средней Азии, где первичность существования ореха грецкого несомненна, ореховые леса и редколесья (с участием яблони, груши и арчи) расположены на высоте 1000—2000 м, а отдельные растения спускаются и гораздо ниже, но вверх не заходят выше 2300 м. Осенью, обычно в сентябре, после обильных дождей и первых заморозков косточки («орехи» в житейском смысле) начинают выпадать из наружной оболочки. Местное население интенсивно собирает грецкие «орехи» и в лесах, несмотря на обилие культурных экземпляров в поселках.

Сложные листья ореха грецкого состоят из 5—7 (редко из 9 или 3), как правило, цельнокрайних листочков (у остальных видов ореха

листочки зубчатые). Обычно верхние листочки крупнее нижних, а для подвида *ореха грецкого обманчивого* (J. regia subsp. fallax), обитающего в Средней Азии (по мнению ряда ботаников — вплоть до Индии), характерны очень крупные конечные листочки (ср. рис. 10).

Орех грецкий — единственный современный представитель секции югланс (Juglans) рода орех, если, конечно, не принимать подвиды, подобные только что упомянутому, за отдельные виды.

В пределы СССР заходят еще два вида — *орех маньчжурский* (J. mandshurica) и *орех айлантолистный* (J. ailanthifolia, табл. 47), чаще называемый *орехом Зибольда* (J. sieboldiana). Орех маньчжурский обитает в Хабаровском и Приморском краях нашей страны, а также в Северном Китае и северной части полуострова Корея. Это наиболее далеко заходящий на север вид ореха (до 51° северной широты). Его древесина пригодна для всевозможных столярных работ, но он сильно истреблен и на рубку требуется специальное разрешение. Плоды ореха маньчжурского обладают очень твердой косточкой, семя занимает (сравнительно с плодами ореха грецкого) меньший объем, а вкусовые качества невысоки. Тем не менее незрелые плоды употребляют для изготовления варенья (подобно тому как это делается из плодов ореха грецкого, но после длительного вымачивания). Известно, что плодами ореха маньчжурского питаются кабаны и некоторые другие животные. Листья у ореха маньчжурского крупнее, чем у ореха грецкого, состоят из 9—19 листочков.

Рис. 177. Орех черный (Juglans nigra):
1 — ветвь с молодыми листьями, женскими цветками (в верхней части) и мужскими соцветиями (в нижней части); *2* — женский цветок; *3* — молодой побег (на срезанной части показана септированная сердцевина).

В приатлантических штатах США обитает *орех серый* (J. cinerea). Прежде ареал этого вида был значительно шире — его ископаемые остатки обнаружены в четвертичных отложениях Евразии. Многие третичные виды ореха, обнаруженные в Северной Америке, Европе и Северной Азии, родственны именно ореху серому. Орех серый имеет промышленное (древесина, желтая и оранжевая краски из внешней оболочки плода) и пищевое значение. Весьма декоративен, разводится, помимо США, в Европе. Этот вид вместе с орехом маньчжурским, орехом айлантолистным и *орехом катайским* (J. cathayensis) составляют секцию кардиокарион (Cardiocaryon) рода орех.

Другой обитатель восточной части Северной Америки, *орех черный* (J. nigra, рис. 177), пищевое, техническое и декоративное растение, вместе с *орехом калифорнийским* (J. californica), мексиканскими, вест-индскими и пятью южноамериканскими видами объединены в секцию ризокарион (Rhysocaryon). Все южноамериканские орехи растут в горах (*орех неотропический* — J. neotropica — в Эквадоре до высоты 3000 м). Ареал *ореха южного* (J. australis) достигает севера Аргентины.

Линней включил в род орех, кроме ореха грецкого, также американские виды. Уже в конце XVIII в. ботаники начали различать в линнеевском роде орех 2 группы видов — собственно орехи и хикори (индейское название), а в 1818 г. хикори были описаны как особый род *кария* (Carya). Слово karya означало у древних греков «орешник»; чаще всего под этим понимался орех грецкий. Поначалу были известны только американские виды карий, из которых наиболее важным является *пекан*, или *иллинойский*

хикори (C. illinoënsis, рис. 178, 179, табл. 48), имеющий в Северной Америке то же значение, что и орех грецкий в Евразии. Карии отличаются от орехов прежде всего строением плодов (рис. 176, 179). Внешняя оболочка у карий растрескивающаяся обычно на 4 створки, косточка гладкая, а у видов ореха, как каждый может убедиться, взяв в руки нерасколотый грецкий «орех»,— нерегулярно-бороздчатая. Мужские соцветия карий собраны в пучки по 3—8 у разных видов, а у ореха — одиночные или собраны по 2. Околоцветник у карий отсутствует. Те 4 листочка, которые могут быть обнаружены в женском цветке вокруг гинецея, не являются настоящим околоцветником. Это прицветники.

Род карня содержит 16 (или 18) видов. Почти все карии — крупные деревья, за исключением *карии флоридской* (C. floridana), кустарникового хикори. Этот вид относится к целиком американской секции кария (Carya), в которую входит еще 6 видов, распространенных в восточных частях Северной и Центральной Америки. Один из них, *кария опушенная* (C. tomentosa),— типично лесной вид. Она распространена от Великих озер до Мексиканского залива и от востока Техаса до берегов Атлантики. Карию опушенную называют фальшивым орехом (mockernut), так как ее крупный плод обладает очень толстой наружной оболочкой, внутри которой содержится неожиданно маленькое семя (рис. 179).

Плоды американских карий, в том числе и тех, которые человек не использует, поедаются утками, индюками, куропатками, рябчиками, фазанами, лисами, кроликами, бурундуками, белками, вирджинским оленем.

Секция апокария (Apocarya) содержит 8 видов, из них 4 вида распространены в восточной части Северной Америки. Сюда относится и знаменитый пекан. Он широко разводится ради съедобных плодов и получаемого из них масла. Ценится и его древесина. Естественной частью ареала пекана считается долина Миссисипи (от юга Индианы, севера Иллинойса и юго-востока Айовы до Алабамы, Миссисипи, Луизианы и востока Техаса). В диком состоянии встречается также в Мексике. Но точно определить область его первоначального распространения практически невозможно, так как он искусственно разводился еще древними индейцами (в Луизиане, Миссисипи, Техасе) и во многих местах одичал.

Новая жизнь пекана в культуре началась, впрочем, совсем недавно, в середине прошлого века, но была столь бурной, что к настоящему времени только в США насчитывают не менее 100 культурных форм этого вида. Наиболее интенсивно пекан разводится как пищевое и декоративное растение в Джорджии и Флориде.

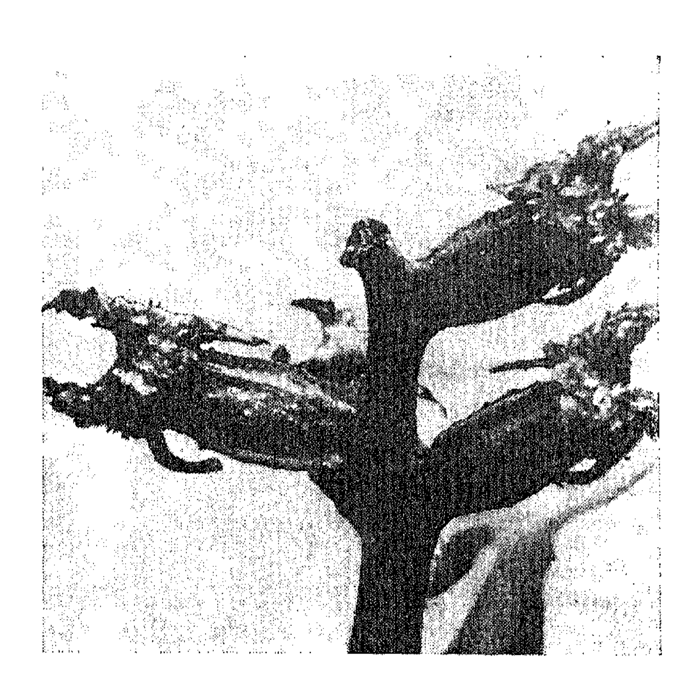


Рис. 178. Женские цветки пекана (Carya illinoënsis) в Сухумском ботаническом саду.

Известен в культуре во многих странах мира: в Западной Европе (Франция, Испания), в СССР (Черноморское побережье от Сочи до Батуми, Крым, Ленкорань, Средняя Азия), в Турции, в Австралии. Как и все ореховые, пекан является ветроопыляемым растением.

Длинные свисающие мужские сережки пекана расположены по 3 в пучке, пучок — на укороченном побеге. По 2—4 таких укороченных побега вырастает около листовых рубцов на прошлогоднем побеге, а всего прошлогодний побег несет до 5—7 групп укороченных побегов. Если учесть, что в одной сережке может быть 100—150 цветков, а в цветке 4—7 тычинок, получается гигантское количество пыльников на одной годичной ветви — около 400 тыс. Одно крупное дерево пекана дает многие миллиарды пыльцевых зерен. А пеканы обладают удивительной особенностью — пыльники при благоприятных условиях (в теплую погоду при средней влажности воздуха) раскрываются очень быстро и почти одновременно. Пыльца при этом молниеносно высыпается. Весь процесс происходит в течение двух-трех послеполуденных часов одним — тремя импульсами. Над деревом внезапно, как бы в результате взрыва, появляется заметное глазу облачко пыльцы, которая при наличии ветра сразу относится в сторону.

У карий происходит перекрестное опыление и самоопыление, но при самоопылении плоды, завязавшись, опадают в большом количестве недозрелыми. Интересно, что и изобилие пыль-

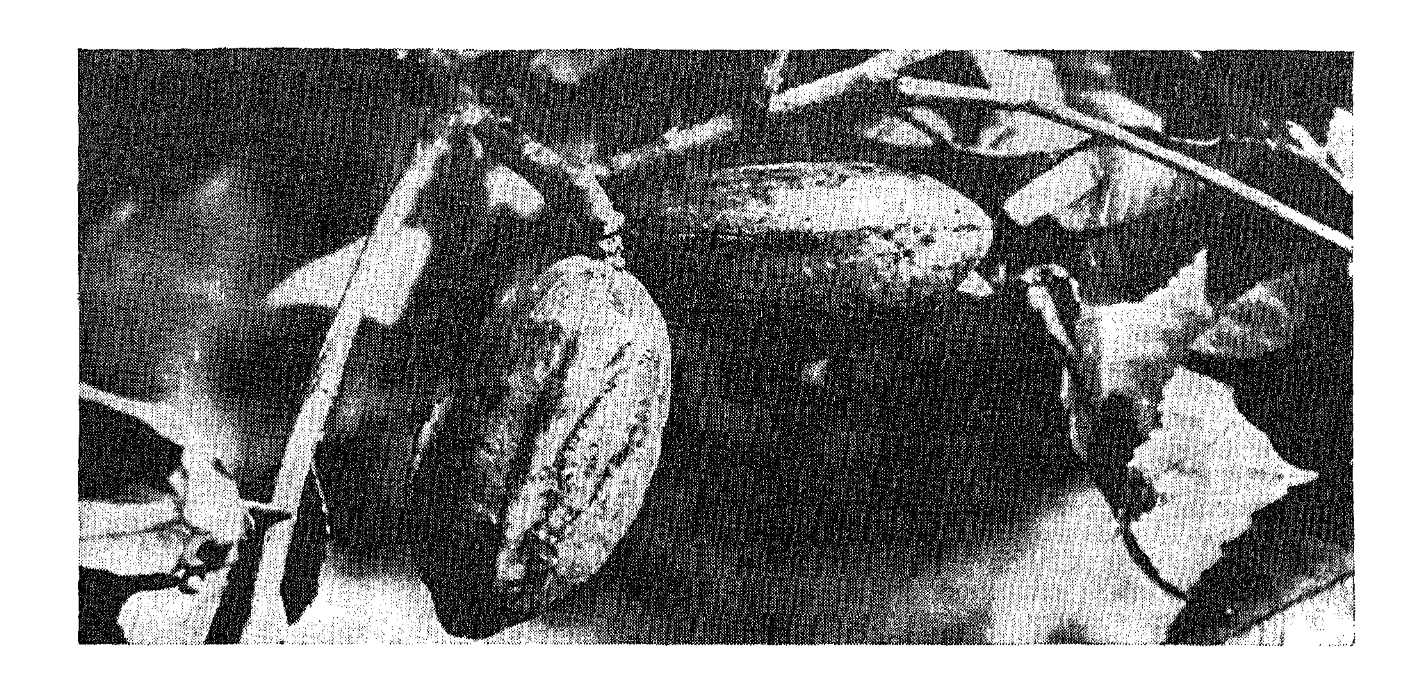


Рис. 179. Плоды карий:
вверху — пекан (Carya illinoënsis); внизу — кария опушенная (C. tomentosa). Батумский ботанический сад АН Груз. ССР.

цы, и слишком малое ее количество может сказаться отрицательно на оплодотворении.

Женские соцветия пекана содержат от 3 до 11 цветков (рис. 178). Ко времени цветения обычно верхушечные цветки остаются недоразвитыми и опадают неоплодотворенными. Женские цветки пекана не имеют привычной нам стадии бутона: в начальной фазе созревания цветка наблюдается отгибание верхних частей сросшихся между собой прицветников, рыльце, представленное в этот момент едва заметным темно-зеленым бугорком, начинает расти и через 5—7 суток достигает полного развития, изменяя при этом свой цвет на светло-зеленый.

Две крупные лопасти рыльца покрыты в зрелом состоянии многочисленными сосочками, выделяющими в течение нескольких дней значительное количество опылительной жидкости, так что рыльца становятся липкими. При избыточном или малом количестве пыльцы рыльца темнеют и высыхают, и неоплодотворенный цветок опадает.

Пекану свойственна как протандрия, так и протогиния. У одного растения от сезона к сезону тип дихогамии может меняться, что в какой-то степени зависит и от погодных условий до цветения.

Анемофилия пекана проявляется и в динамике всего процесса цветения и опыления (взрывчатость, порционность цветения, приуроченность его к определенному времени суток) — это называют динамической анемофилией, и в специальных устройствах его цветков, т. е. в структурной анемофилии: раздельнополость цветков, их невзрачность (отсутствие яркой окраски, небольшие размеры — кроме рылец!), отсутствие настоящего околоцветника и нектарников, сыпучесть и легкость пыльцевых зерен, расположение женских цветков на верхушках побегов (тем самым — в наружной части кроны), большая «рабочая» поверхность и долговечность рылец.

Пеканы (как, впрочем, и некоторые орехи, например орех черный) во время цветения являются причиной аллергических пыльцевых заболеваний.

Пятый американский член секции апокария, *кария Палмера* (C. palmeri) — эндемик Мексики. Она родственна горькому хикори — *карии сердцевидной* (C. cordiformis), обитателю Юго-Восточной Канады и восточной части США. Кария сердцевидная, растущая и в явных субтропиках на севере Флориды, и в умеренной зоне, имеет наибольший среди карий естественный ареал.

Эти два американских вида более других родственны двум азиатским видам карий, *карии катайской* (C. cathayensis) и *карии тонкинской* (C. tonkinensis), входящим в секцию апокария. Такое удивительное разъединение (Северная Америка и Южная Азия) близкородственных видов, относящихся не только к одному роду, но даже к одной и той же секции рода, долгое время волновало ботаников. Знаменитый американский ботаник-дендролог Ч. С. Сарджент, описавший в 1916 г. карию катайскую, был озабочен прежде всего поиском ее родства с американскими кариями. Он посчитал тогда наиболее близким видом *карию мускатниковидную* (C. myristiciformis) из секции апокария. Но именно из состава этого вида другой американский ботаник, У. Маннинг, выделил в 1949 г. карию Палмера. Следовательно, Ч. С. Сарджент был прав, ибо из всех американских видов наиболее близка азиатским как раз кария Палмера.

Как же могло случиться, что близкие родственники оказались столь разобщенными территориально? Разобраться в этом помогают данные палеоботаники. В третичное время ареал секции апокария был значительно шире. На севере Евразии, от Франции и Италии до Абхазии, в течение примерно 15 млн. лет существовала *кария мелкозубчатая* (C. denticulata). Она родственна карии тонкинской. А к северу от нынешних мест обитания карии катайской в третичное время существовал близкий ей вид, ныне вымерший. В других же частях Евразии почти повсеместно в третичных лесах встречались виды карий, родственные современным американским (кариям сердцевидной, опушенной и др.). В конце третичного времени, а особенно в четвертичное время в северном полушарии произошло сильное похолодание и ареал рода сильно сократился. Исчезло и соединение Америки с Азией, так называемый Берингийский мост, а с ним утратились и связи между родственниками. Остатки некогда большого рода кария оказались как бы разбросанными по земному шару после всемирной климатической катастрофы.

К третьей секции рода кария — рамфокарии (Rhamphocarya) — относится только *кария китайская* (C. sinensis, рис. 176), распространенная во Вьетнаме и Китае (Юньнань и Гуйчжоу). Этот вид обладает цельнокрайними листочками, не встречающимися у других карий, и очень крупными плодами (диаметром более 5 см). Он был описан в 1912 г. французским ботаником Л. Додом как первая находка карии в Азии (до этого времени род считался американским). Однако эта публикация была странным образом забыта и по новым находкам карии китайской в 1941 г. два ботаника, француз О. Шевалье и китаец Куан Кэжень, опубликовали каждый отдельно, не зная друг о друге и о статье 1912 г., два новых рода, точнее, два новых родовых названия — аннамокарию (Annamocarya) и рамфокарию (Rhamphocarya). На сей

раз публикации были замечены, ибо наступила эпоха интереса к «живым ископаемым»: как раз в это время описывается ископаемый род хвойных — метасеквойя и вскоре его обнаруживают в живом состоянии (подробнее см. «Жизнь растений», т. 4). По аналогии с метасеквойей в аннамокарии (рамфокарии) некоторые ботаники увидели живого представителя ископаемого рода — либо *югландикарии* (Juglandicarya), либо *кариоюгланса* (Caryojuglans), незадолго до этого описанных по европейским материалам. А дело в том, что кария китайская (она ведь и была описана как аннамокария и рамфокария) обладает сходством не только с карией, но и с орехом. Начиная с 1948 (когда появилось сравнение с югландикарией и кариоюглансом) по 1953 г. (когда появилась обстоятельная статья американского ботаника Ричарда Скотта с опровержением родства карии китайской и ископаемых родов) в ботанической литературе нескольких стран мира шла оживленная дискуссия о «живом ископаемом» — карии китайской.

Китайская флора удивительно богата и все еще не исчерпана. Достаточно сказать, что из семи родов ореховых пять представлены в Китае. Это роды орех, кария, птерокария, платикария и энгельхардия. Добавим сюда и необычные виды перечисленных родов, которым иногда придается родовой ранг (аннамокария и циклокария, о которой речь впереди).

Птерокария (Pterocarya) была третьим по порядку описания в ботанической литературе родом ореховых. Европейцы познакомились с ней в конце XVIII в., после путешествия французского ботаника А. Мишо по Передней Азии. Мишо собрал не только гербарий, но, видимо, привез и зрелые семена. Во всяком случае, первый раз птерокария была описана как орех ясенелистный (Juglans fraxinifolia) в 1797 г. по экземпляру из сада Парижского музея. Лишь в 1824 г. этот вид был описан как отдельный род птерокария. По кавказскому названию вида (лапина, от груз. лапáни) весь род птерокария в русской ботанической литературе часто именуют лапиной.

Птерокария ясенелистная, или *кавказская* (Pterocarya fraxinifolia), называемая обычно *лапиной*, обитает в СССР на Черноморском и Каспийском побережьях Кавказа, в Турции и Иране на южном берегу Каспийского моря (встречается и в понижениях ниже уровня Каспийского моря). Заходит в горы обычно до высоты 600—800 м, например в Алазанской долине по ущельям притоков Алазани. Отдельные экземпляры зарегистрированы на северных склонах Эльбруса и на Большом Кавказе (на высоте до 1200 м). Лапина — дерево высотой до 35 м, с диаметром ствола 40—80 см, но иногда и до 2 м. Порой образует и небольшие чистые заросли, но обычно растет в смешанных лесах.

Листья лапины, как правило, непарноперистосложные, длиной 9—30 см, с 5—15 зубчатыми листочками. Цветоносные побеги лапины закладываются в начале июля в пазухах последних или предпоследних на побеге листьев. На верхушке побега возникает, как правило, зачаток женской сережки (иногда же — вегетативная почка), а ниже ее по всей длине побега располагаются почки мужских сережек. В конце октября цветоносный побег достигает в длину 2—6 см, все чешуи, в пазухах которых расположены (по одной) мужские сережки, опадают, сережки вытягиваются в длину. Женская верхушечная сережка к этому времени уже развилась и обогнала в росте мужские сережки. С наступлением морозов опадают листья и цветоносный побег перезимовывает. Ранней весной продолжается рост и развитие сережек. Зрелая женская сережка может быть длиной 10—14 см, мужские — 8—11 см. Цветение происходит в конце марта — апреле. У лапины бывает и одновременное раскрывание мужских и женских цветков, и оба типа дихогамии (протогиния и протандрия). Зрелая женская сережка (отстающая в росте в случае протандрии) содержит до 70 цветков, но полного развития достигают лишь цветки в средней части соцветия.

После опыления и оплодотворения рыльца засыхают и начинается развитие завязи. Вначале происходит увеличение размеров плода, а в августе очень быстро растет семя. Плод лапины сухой, костянковидный, достигает в диаметре 1 см. Экзокарпий кожистый, образуется за счет разрастания наружной части плодолистиков и оснований частей цветочного покрова (прицветника, прицветничков и листочков околоцветника). Мезокарпий в плоде лапины не выражен. Деревянистый эндокарпий составляет основную часть плода по объему и массе. Семя с двумя крупными семядолями, разделенными на 2 лопасти. Плод с двумя крыльями, представляющими собой разрастание экзокарпия.

После оплодотворения женские сережки лапины становятся соплодиями. Плоды в них увеличились в размерах (сравнительно с завязями), обрели крылья, стали неузнаваемы. Свисающие сережки, вначале зеленые, затем желтеющие и буреющие, на всех стадиях развития красивы, особенно красивы они осенью. Сережки придают прекрасному дереву лапины чрезвычайно изящный вид (табл. 47).

В роде птерокария 11 видов (некоторые ботаники признают только 6), распределенных по двум подродам. Подрод птерокария (Pterocarya) содержит 10 видов. В нем 2 секции. Секция

птерокария включает, кроме лапины, *птерокарию узкокрылую* (P. stenoptera, табл. 47), *птерокарию хубэйскую* (P. hupehensis), *птерокарию пильчатую* (P. serrata), которые распространены в Юго-Восточном Китае, и *птерокарию тонкинскую* (P. tonkinensis), растущую во Вьетнаме и Лаосе. Секция платиптера (Platyptera) также состоит из 5 видов, из них 4 вида сосредоточены в Центральном Китае, пятый — *птерокария сумахолистная* (P. rhoifolia) — в Японии.

В подрод циклокария (Cyclocarya) входит лишь *птерокария палиурусовидная* (P. paliurus) — замечательный вид, описанный русским ботаником А. Ф. Баталиным в 1893 г. В отличие от представителей подрода птерокария этот вид, обитающий в Центральном и Юго-Восточном Китае, обладает плодами не с двумя крыльями, а с одним крылом, которое в виде кожистого диска облекает весь плод. Этот признак послужил, по-видимому, в первую очередь основанием советскому ботанику И. А. Ильинской для выделения в 1953 г. птерокарии палиурусовидной в отдельный род циклокария (Cyclocarya), что отражено и в его названии (от греч. kyklos — круг, колесо). Имеются и другие отличительные признаки птерокарии палиурусовидной от видов подрода птерокария: мужские сережки у нее в пучках по 2—4 (чаще по 3), мужские цветки актиноморфные (это, пожалуй, не менее существенный признак, чем наличие кругового крыла у плода) и т. д. Тем не менее многие ботаники не признают птерокарию палиурусовидную в качестве особого рода, так как число сходных между двумя подродами птерокарии признаков больше числа отличительных. Наиболее четко это выразил У. Маннинг, показав, что на стадии цветения невозможно выделить подрод циклокария как особый род. Лишь в процессе развития плода возникает признак, кажущийся родовым: циклическое крыло у птерокарии палиурусовидной в противовес двум крыльям остальных птерокарий (рис. 176).

Геологическая история обоих подродов сопряжена: в третичное время они были весьма широко представлены во флорах Евразии от Франции и Италии до Камчатки.

В середине XIX в. познание флоры Китая шло быстрыми темпами. В Лондон, бывший едва ли не центром мировой ботаники того времени, поступали многочисленные коллекции из Китая. В одной из них, присланной английским военным врачом Т. Кантором в 1840 г., была зарегистрирована «пустая шишка неизвестного хвойного». Спустя 4 года от шотландского «охотника за растениями» Роберта Форчуна был получен китайский гербарий, в котором английский ботаник Дж. Линдли обнаружил растение как раз с такими «шишками», оказавшимися соплодиями растения, похожего по листьям на сумах. Крылатые плоды его напоминали внешне и по размеру плоды ольхи (рис. 163, 176). Дж. Линдли назвал растение в 1846 г. в честь коллектора форчунеей китайской (Fortunea chinensis). Однако почти через 20 лет, когда Казимир де Кандолль (внук и сын знаменитых ботаников — Огюста Пирама и Альфонса де Кандоллей) занимался обзором всех известных к тому времени ореховых, он обнаружил, что Дж. Линдли был опережен известными немецкими исследователями японской флоры Ф. Зибольдом и Й. Цуккарини, которые в 1843 г. назвали это растение *платикарией шишконосной* (Platycarya strobilacea). Под этим именем оно и значится теперь в ботанических руководствах (рис. 180, табл. 48).

Платикария шишконосная — небольшое дерево или кустарник, обитает в горах Юго-Восточного Китая (до высоты 2000 м), на Корейском полуострове и в Японии. В странах Западной Европы культивируется с декоративной целью. В СССР растет в Крыму в Никитском ботаническом саду и в ботанических садах Черноморского побережья Кавказа.

Платикарии очень красивы. Их декоративность еще более возрастает в цветущем состоянии благодаря зеленым шишковидным женским соцветиям, которые на стадии плодоношения становятся деревянистыми и приобретают коричневую окраску. В Китае плоды используют для окрашивания одежд в черный цвет.

Род *энгельхардия* (Engelhardia, рис. 181) был описан в 1825 г. Он получил свое имя в честь тогдашнего губернатора Явы, голландца Э. Энгельхарда. В роде энгельхардия 5 видов, распространенных в субтропических и тропических районах Азии, как правило, в горах (*энгельхардия пильчатая* — E. serrata — от уровня моря до высоты 2200 м). Одни виды энгельхардии двудомны, другие могут быть и однодомными, и двудомными.

Энгельхардии — крупные деревья, высотой до 47 м, с диаметром ствола до 3 м. У многих старых экземпляров имеются досковидные корни высотой до 4 м, выступающие от ствола на 2—3 м. Столь крупные деревья, естественно, используются местным населением (для постройки каноэ, жилищ).

Листья энгельхардий спирально расположенные, парноперистосложные, длиной обычно от 3 до 30 см, но не более 40 см; листочки зубчатые или цельные, бумажистые или кожистые. Энгельхардии бо́льшую часть жизни покрыты листьями; лишь утратив их на короткое время в конце сухого сезона, они зацветают. Цветки энгельхардии однополые и по типу строения не отличаются от цветков других ореховых. Части цветка обычно остаются при плоде. Трех-

Рис. 180. Платикария шишконосная (Platycarya strobilacea):

1 — часть побега с женскими соцветиями; *2* — женский цветок; *3* — часть побега с мужскими соцветиями; *4* — мужской цветок.

Рис. 181. Энгельхардия жесткая (Engelhardia rigida):

1 — ветвь с листьями и соплодиями; 2 — мужской цветок; *3* — мужской цветок с удаленными тычинками (видны 2 лопасти околоцветника и 3 лопасти прицветника); *4* — плод с остающимися частями околоцветника.

лопастной прицветник разрастается в большое тонкое крыло, также трехлопастное, а у *энгельхардии колосовидной* (E. spicata) развивается и противопоставленная трем другим четвертая лопасть, прикрывающая плод. Этот признак сближает энгельхардию с ореомуннеей, о которой речь впереди.

Плод энгельхардии небольшой, округлый, диаметром 5—10 мм (редко 20 мм), вместе с крылом напоминает плод граба. Главная лопасть плодов достигает в длину (вместе с плодом) 7,5 см при ширине до 2 см (рис. 176, 181). Знаменитый французский палеоботаник Адольф Броньяр первым обнаружил ископаемые остатки энгельхардии в Европе в 1828 г. Это был отпечаток плода с трехлопастным крылом. Но Броньяр еще не знал о существовании современного рода с подобными плодами и назвал свою находку *грабом крупнокрылым* (Carpinus macroptera). Впоследствии выяснилось, что этот вымерший 15 — 25 млн. лет назад вид был широко распространен в Европе и Закавказье. Он называется теперь *энгельхардией крупнокрылой* (Engelhardia macroptera), хотя среди энгельхардий его плоды не выглядят такими уж крупными.

Казалось бы, маленькие плоды с большим крылом должны обязательно распространяться ветром. Так оно и происходит в большинстве случаев, однако иногда соплодия (а они бывают довольно длинными, у энгельхардии колосовидной — до 60 см) с крылатыми плодами опадают целиком, не распадаясь, и лежат под материнским деревом.

Геологическая история энгельхардии, как и других ореховых, указывает на ее былое распространение, с начала третичного времени, в ныне умеренных областях Евразии, от Великобритании до Японии (климат этих мест в третичное время был существенно теплее современного). Ископаемая энгельхардия отмечена и в Северной Америке. Но здесь для более полной картины мы должны обратиться еще к одному роду ореховых — *ореомуннее* (Oreomunnea, рис. 182).

Ореомуннея была обнаружена и описана датским ботаником А. С. Эрстедом в 1856 г. Он назвал ее по имени своего помощника в путешествии по Вест-Индии Франсиско М. Ореамуно (впоследствии государственного деятеля Коста-Рики). Эрстед имел в своем распоряжении только странный плод, найденный им на земле во влажных лесах Атлантического побережья Коста-Рики. Самого растения он так и не увидел. Плод этот, как и у энгельхардии, был с трехлопастным крылом (и противопоставленной ему четвертой лопастью), но кожистым и гораздо более крупным. По очертанию он очень напоминал плод энгельхардии, что и побудило Казимира де Кандолля в 1862 г. присоединить этот вид, *ореомуннею крылоплодную* (O. pterocarpa), к роду энгельхардия. Однако находка в 1914 г.

деревьев ореомуннеи крылоплодной (они оказались весьма высокими — до 48 м при толщине ствола до 70 см) позволила ботаникам восстановить род ореомуннея. Более тщательное исследование плодов ореомуннеи крылоплодной показало, что жилкование лопастей крыла у этого вида пальчатого типа. Кроме средней жилки, которая проходит к верхушке лопасти и, не доходя до нее, разветвляется на более тонкие жилки, из основания в лопасть входят параллельно средней две сильные жилки, анастомозирующие со средней (рис. 182). У энгельхардии же жилкование лопастей более обычного, перистого типа. Имеются отличия и в жилковании (последнего порядка) листочков, в количестве перегородок в плоде, в расположении семядолей, в типе прорастания семян (подземном у ореомуннеи и надземном у энгельхардии) и т. д.

Второй вид ореомуннеи был открыт в 1927 г. в гербарии американским ботаником П. Стандли. Оказалось, что еще в 1891 г. некий любитель ботаники — инженер Х. Ровироза собрал в Мексике и передал Филадельфийской академии естественных наук (США) гербарий, собранный с дерева, оказавшегося *ореомуннеей мексиканской* (O. mexicana). Это растение обитает во влажных местах в горах на высоте 900 — 1000 м. Ореомуннея мексиканская имеет признак, отсутствующий у всех остальных ореховых, — ушки у основания листочков. К тому же эти ушки завернуты навстречу друг другу таким образом, что образуют бокаловидную структуру. Листочки ореомуннеи крылоплодной лишены ушек, однако их края у основания тоже несколько завернуты внутрь. Различаются виды ореомуннеи и по величине плодов — у вида, открытого Эрстедом, крыло плода длиной 8 — 15 см (при диаметре собственно плода 10 — 12 мм), а у ореомуннеи мексиканской крыло не достигает в длину и 5 см (диаметр собственно плода 6 — 7 мм). Оба вида ореомуннеи являются эмергентами в тропических дождевых лесах Южной Мексики и Центральной Америки.

Возвратимся теперь к геологической летописи ореховых. В 1976 г. американские палеоботаники обнаружили новый ископаемый род ореховых — *параореомуннею* (Paraoreomunnea), который имеет отличия и от энгельхардии и от ореомуннеи (но ближе к последней). У параореомуннеи, существовавшей в среднем эоцене Северной Америки (Теннесси и Кентукки), жилкование лопастей крыла типа ореомуннеи (с некоторыми отличиями), а четвертая лопасть развита сильнее, так что она совсем скрывает плод, который оказывается в своеобразной воронке. Таким образом, родовое отличие энгельхардии от ореомуннеи косвенно поддерживается наличием предковой ископаемой формы, существовавшей к тому же в небольшом удалении от мест произрастания современной ореомуннеи. Но еще более замечательно, что ископаемые плоды, похожие на плоды ореомуннеи и параореомуннеи, обнаружены в Европе.

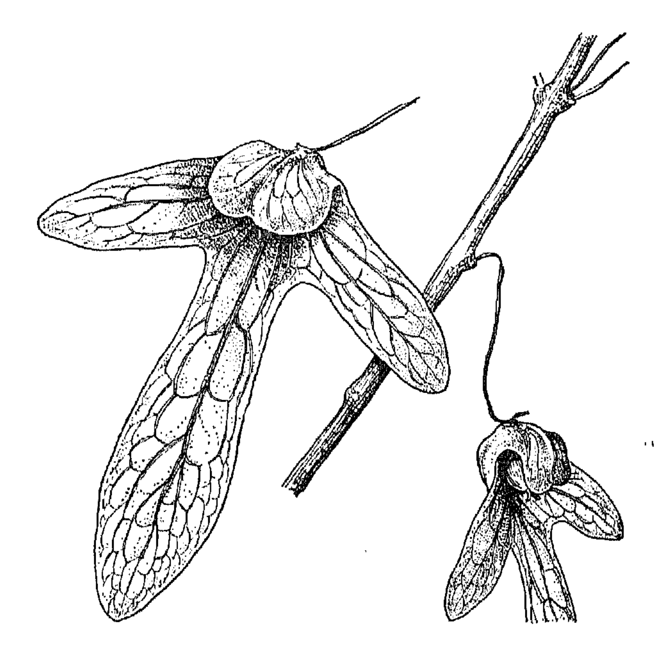


Рис. 182. Часть ветви с плодами ореомуннеи крылоплодной (Oreomunnea pterocarpa).

Для названия рода *альфароя* (Alfaroa), описанного в 1927 г. П. Стандли, была использована фамилия ботаника, специалиста по орхидным, тогдашнего директора Национального музея Коста-Рики А. Альфаро. Альфароя включает 6 видов, распространенных в Америке от Мексики до Колумбии. Первый вид — *альфарою костариканскую* (A. costaricensis) — в 1924 г. открыл сам Стандли в горах Коста-Рики. Хотя дерево было в цвету, он принял его за хорошо известную ему ореомуннею крылоплодную, точнее, за *энгельхардию крылоплодную* (Engelhardia pterocarpa), ибо Стандли считал ореомуннею не самостоятельным родом, а лишь американской секцией рода энгельхардия.

Альфароя оказалась растением удивительно полиморфным. Листья у нее могут быть супротивными, очередными или в мутовках, листочки — супротивными и очередными, пальчатыми (у молодых экземпляров) и цельнокрайними или лишь частично зубчатыми (у старых экземпляров). Альфароя может быть двудомной и однодомной, сережки могут быть однополыми и андрогинными. Очень часто деревья альфарои встречаются в стерильном состоянии.

Альфароя в стадии плодоношения четко от-

личима от ореомуннеи, ибо плоды альфарои крупные (длиной около 6,5 см и диаметром до 3 см) и бескрылые. Женский цветок альфарои, подобно цветку ореомуннеи, снабжен трехлопастным прицветником. Но после оплодотворения пути этих цветков расходятся: у ореомуннеи прицветник вырастает в большое крыло, у альфарои остается в виде чешуи. И Стандли, встретив впервые альфарою, подумал, что ее прицветник разовьется в будущем в крыло (как и происходит у ореомуннеи).

Любопытно, что и после описания рода альфароя Стандли снова ошибся, отнеся в 1940 г. к секции ореомуннея рода энгельхардия *альфарою гватемальскую* (A. guatemalensis). И только в 1970 г. его ошибка была исправлена ботаниками Л. Уильямсом и А. Молиной, которые, произведя ревизию центральноамериканских ореховых, установили, что в роде альфароя 6 видов, а именно, альфароя костариканская, *альфароя гондурасская* (A. hondurensis), *альфароя Маннинга* (A. manningii), *альфароя мексиканская* (A. mexicana), *альфароя Уильямса* (A. williamsii) и альфароя гватемальская. Альфарои — одни из самых крупных деревьев в тропиках Вест-Индии. Они не образуют чистых зарослей, встречаясь в тропическом лесу в качестве эмергентов, т. е. выступают над пологом леса.

Изучая плоды альфарои, ботаники установили, что чашечка и прицветник этого растения не принимают участия в образовании оболочки плода, как у других ореховых. Это ставит альфарою в особое положение в семействе ореховых. И, конечно, первоначальное мнение о ее близком родстве с родом орех пришлось отклонить. Видимо, правы американские ботаники У. Маннинг и Д. Стоун, считающие энгельхардию, ореомуннею и альфарою ближайшими родственниками. У. Маннинг высказывается совсем решительно. Он полагает, что неплохо было бы объединить все три рода в один. Правда, такой операции он еще не произвел. Д. Стоун, напротив, признает все три рода. Интересны его доводы в пользу большего родства ореомуннеи с альфароей, а не с энгельхардией, как считают У. Маннинг и большинство других авторов. Дело в том, что вопреки резкому внешнему несходству плодов альфарои и ореомуннеи, по анатомическому строению они очень близки друг другу.

За многие годы изучения ореховых разные ботаники предложили несколько систем семейства, и все они были основаны на типе строения плодов, вернее, на признаках величины плодов и наличия или отсутствия у них крыла. Все роды с бескрылыми плодами попадали в одно подсемейство, а роды с крылатыми плодами — в другое. Открытие альфарои и тщательное изучение ее родственных связей внутри семейства ореховых, а также мучительная проблема с платикарией, имеющей шишкоподобное женское соцветие (и соплодие) и не костянковидный, а ореховидный плод (исключение в семействе ореховых), привели У. Маннинга, всю жизнь занимающегося ореховыми, к построению новой системы (1975) этого семейства: 1) подсемейство собственно ореховые (Juglandoideae): а) триба собственно ореховые (Juglandeae) — орех, птерокария, б) триба энгельхардиевые (Engelhardieae) — энгельхардия, ореомуннея, альфароя, в) триба кариевые (Caryeae) — кария; 2) подсемейство платикариевые (Platycaryoideae) — платикария.

Эта система учитывает прежде всего строение цветка, но также совокупность других признаков, в том числе и процесс развития плодов.

ПОДКЛАСС КАРИОФИЛЛИДЫ (CARYOPHYLLIDAE)

Большинство представителей этого подкласса приспособлено к произрастанию в условиях засушливого климата и наиболее характерно для флоры полупустынь и пустынь. Однако имеется также немало высокогорных и лесных видов, особенно среди представителей семейства гвоздичных. Характерно преобладание трав и кустарничков.

Подкласс кариофиллид, насчитывающий всего три порядка, характеризуется довольно высокой специализацией, что сильно затрудняет выяснение его родственных связей. Однако детальное сравнительно-морфологическое изучение некоторых наиболее примитивных его представителей приводит к выводу о вероятном его происхождении от одной из древних примитивных ветвей подкласса ранункулид (типа лардизабаловых и луносемянниковых) или даже магнолиид (типа бадьяновых). Одним из важных признаков, указывающих на связь с ранункулидами и низшими группами двудольных вообще, является наличие у некоторых примитивных представителей кариофиллид более или менее ясно выраженного апокарпного гинецея.

Высокая специализированность большинства представителей кариофиллид очень затрудняет выяснение эволюционных связей между отдельными их семействами. Исследования последних лет привели к необходимости исключения из этой группы двух небольших семейств (батисовые и гиростемоновые), но, с другой стороны, еще больше подтвердили нашу уверенность в тесной филогенетической связи семейства кактусовых с некоторыми типичными представителями подкласса. В то же время все еще продолжаются споры о положении семейств гречишных и особенно плюмбаговых в подклассе кариофиллид. Некоторые современные авторы исключают эти семейства из подкласса кариофиллид и, в частности, даже склонны сближать плюмбаговые с первоцветными.

В подклассе кариофиллид три порядка, объединяемых в два надпорядка.

Надпорядок 1. Гвоздичные (Caryophyllanae)

Порядок 1. Гвоздичные (Caryophyllales). Главным образом травы, редко кустарники и небольшие деревья. Листья обычно цельные, иногда снабженные небольшими прилистниками. Устьица разных типов. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки обоеполые или однополые, обычно актиноморфные, большей частью 4—5-членные, с двойным околоцветником или чаще безлепестные. Тычинки в 1—2 кругах или многочисленные. Пыльцевые зерна очень разных типов, от трехбороздных до многопоровых. Гинецей обычно ценокарпный, редко более или менее апокарпный; завязь верхняя, полунижняя или нижняя. Семязачатки очень разных типов, обычно битегмальные, редко унитегмальные (некоторые никтагиновые), крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Семе-

на большей частью с согнутым периферическим зародышем, окружающим перисперм.

Семейства: лаконосовые, ахатокарповые, никтагиновые, аизооновые, кактусовые, портулаковые, гекторелловые, базелловые, дидиереевые, моллюгиновые, гвоздичные, амарантовые, маревые.

Порядок 2. Гречишные (Polygonales). Травы, кустарники или лианы, редко небольшие деревья. Листья большей частью очередные, цельные, обычно снабжены при основании раструбом, состоящим из межчерешковых прилистников. Устьица обычно без побочных клеток. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки в верхоцветных соцветиях, собранных в сложные соцветия, мелкие, обычно обоеполые, циклические или ложноциклические, 3-членные или очень редко 2-членные, безлепестные. Чашелистиков 3—6, свободных или более или менее сросшихся. Тычинок обычно 6, в 2 кругах, реже меньше или больше; пыльники вскрываются продольно. Пыльцевые зерна от трехбороздно-поровых до многопоровых. Гинецей ценокарпный (лизикарпный), большей частью из трех плодолистиков, со свободными или более или менее сросшимися столбиками; завязь верхняя, с одним, большей частью базальным семязачатком, сидящим на более или менее ясно выраженной ножке, соответствующей редуцированной центральной колонке. Семязачатки обычно ортотропные или иногда анатропные, битегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод сухой, нераскрывающийся. Семена с согнутым или прямым зародышем, окруженным обильным мучнистым и иногда руминированным эндоспермом, почти без перисперма. Происхождение, вероятно, от низших представителей предыдущего порядка, скорее всего от предков, близких современным портулаковым, но более примитивных.

Семейство гречишные.

Надпорядок 2. Плюмбаговые (Plumbaginanae)

Порядок 3. Плюмбаговые (Plumbaginales). Многолетние травы или кустарнички, иногда лианы с очередными цельными листьями, лишенными прилистников. Устьица разных типов. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки в верхоцветных соцветиях или в кистях, обоеполые, 5-членные, с двойным околоцветником. Чашечка сростнолистная, большей частью сухопленчатая. Венчик обычно явственно сростнолепестный. Тычинок 5, супротивных лепесткам и более или менее приросших к трубке венчика. Пыльцевые зерна 3—5-бороздные или реже 6-рассеянно-бороздные. Гинецей ценокарпный (лизикарпный), из 5 плодолистиков, со свободными или более или менее сросшимися столбиками; завязь верхняя, с одним базальным семязачатком на длинной, почти окружающей его семяножке. Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Характерно наличие обтуратора (пробочки), отходящего от верхней части завязи и врастающего в микропиле (он содействует прохождению пыльцевой трубки). Плод сухой, нераскрывающийся или редко раскрывающийся створками снизу вверх. Семена с большим прямым зародышем и обычно с эндоспермом, но без перисперма. Происхождение, вероятно, от примитивных представителей порядка гвоздичных, скорее всего от предков, близких к современным портулаковым и базелловым.

Семейство плюмбаговые.

ПОРЯДОК ГВОЗДИЧНЫЕ (CARYOPHYLLALES)

СЕМЕЙСТВО ЛАКОНОСОВЫЕ (PHYTOLACCACEAE)

В семействе лаконосовых 16 родов и около 110 видов, распространенных в тропических и субтропических областях земного шара, больше всего в Америке. Среди лаконосовых имеются многолетние и однолетние травы, полукустарники, кустарники, лианы и небольшие деревья. Древесные формы часто характеризуются аномальным вторичным ростом.

Листья у лаконосовых очередные, цельные и цельнокрайние, обычно голые, чаще без прилистников. Цветки в верхоцветных или бокоцветных соцветиях, мелкие, обоеполые или, реже, однополые и тогда двудомные, обычно актиноморфные, большей частью с прицветниками. Околоцветник простой, из 4—5 свободных или, редко, сросшихся чашелистиков, кожистых, зеленоватых или белых, реже окрашенных; очень редко околоцветник двойной (только у одной разновидности *анизомерии кожистой* — Anisomeria coriana var. petaliflora). Тычинок 4—5 в одном кругу или 8 и более в двух—четырех кругах. Гинецей из одного или чаще из 2—12 (до 16) плодолистиков, апокарпный или синкарпный, очень редко паракарпный; столбики с низбегающим или верхушечным рыльцем. Завязь почти всегда верхняя и только у монотипного американского рода агдестис нижняя. В каждом плодолистике или в каждом гнезде завязи по одному семяза-

чатку. Плоды — ягоды, орехи, многоорешки или коробочки. Семена мелкие, с большим зародышем, согнутым вокруг мучнистого перисперма, иногда с ариллусом.

Многие лаконосовые — энтомофилы, и в их цветках имеются нектарники, но у некоторых видов, не имеющих нектарников, цветки, вероятно, посещаются насекомыми, собирающими пыльцу.

Семейство лаконосовых подразделяется на несколько подсемейств: лаконосовые (Phytolaccoideae), ривиновые (Rivinoideae), барбюйевые (Barbeuioideae), агдестисовые (Agdestidoideae), микротеевые (Microteoideae).

Самым примитивным является подсемейство лаконосовых. Большинство его представителей имеет апокарпный гинецей, состоящий из 3—16 плодолистиков. Плоды нераскрывающиеся, ягодообразные или костянкообразные. Сюда относятся роды *анизомерия* (Anisomeria), *лаконос* (Phytolacca) и *эрцилла* (Ercilla). Некоторые ботаники, например Дж. Хатчинсон, относят к семейству лаконосовых только это подсемейство, а остальные или часть их считают самостоятельными семействами.

Род анизомерия с двумя видами, произрастающими в Чили, интересен тем, что его зеленоватые цветки слегка зигоморфны: с тремя долями околоцветника, направленными вверх, и двумя более мелкими долями, направленными вниз. Корень у анизомерий очень толстый, клубневидный, листья лопатчатые. У *анизомерии чилийской* (A. chilensis) более толстые основания листьев одревесневают и после листопада остаются на ветвях, образуя твердые выступы.

Род лаконос, включающий примерно 35 видов, растущих в тропиках Америки и Африки, а также в Южной и Восточной Азии,— самый известный в семействе. Цветки лаконосов актиноморфные, у большинства видов обоеполые, в конечных кистях. Широко известен *лаконос американский* (Phytolacca americana) — гигантская трава, высотой до 3 м, с многоглавым корневищем, толстыми, сочными, большей частью красноватыми стеблями и крупными кистями беловатых или зеленоватых цветков. Его блестящие, как бы лакированные, темно-красные, по созревании почти черные, плотно расположенные ягоды содержат темно-красный красящий сок. Отсюда произошло и название рода, а позже и всего семейства (от греч. phyton — растение и лат. lacca — лак). Лаконос американский культивируется в винодельческих районах и одичал в теплоумеренных областях. В СССР растет на Кавказе, где является рудеральным растением; изредка встречается также в культуре и в одичавшем виде на Украине и в Молдавии. *Лаконос виноградный* (P. acinosa) распространен в Азии от Гималаев до Японии. Из видов с однополыми двудомными цветками наиболее известны *лаконос двудомный* (P. dioica) и *лаконос двенадцатитычинковый* (P. dodecandra, рис. 183). Лаконос двудомный — толстостебельное дерево высотой до 20 м, родом из Южной Америки, но одичавший в Индии и Средиземноморье. Лаконос двенадцатитычинковый — кустарниковая лиана, родом из тропической и Южной Африки.

Единственный вид рода эрцилла — *эрцилла колосистая* (Ercilla spicata) — кустарниковая лиана из Чили, отличается от лаконосов пазушными, а не конечными соцветиями.

В отличие от представителей других подсемейств цветки лаконоса, анизомерии и эрциллы имеют нектарную ткань и опыляются насекомыми (главным образом мелкими перепончатокрылыми и двукрылыми), в то время как почти все другие лаконосовые — анемофилы и только некоторые из них, например агдестис, по-видимому, посещаются насекомыми ради пыльцы.

Виды подсемейства ривиновых характеризуются верхней одногнездной завязью, образованной только одним плодолистиком. Плоды нераскрывающиеся, иногда крылатые. Это подсемейство иногда выделяется в отдельное семейство.

Около 30 видов *сегьюерии* (Seguieria), лиан с растопыренными шипами на побегах или пряморастущих древесных растений, произрастает в тропиках Южной Америки.

Два вида рода *галлезия* (Gallesia) обитают в Перу и Бразилии. Это деревья с кожистыми листьями и зеленоватыми цветками в метельчатых соцветиях, с сильным чесночным запахом. Сухие крылатые плоды представителей этого и предыдущего родов напоминают крылатку клена, но околоцветник у галлезий из четырех долей, а у сегьюерий — из пяти.

На востоке Австралии встречается единственный вид рода *монококкус* (Monococcus) — *монококкус ежевосный* (M. echinophorus), кустарник высотой до 2 м, с двудомными цветками в длинных колосовидных кистях, ланцетными листьями и цепкими плодами.

Тропический род *петиверия* (Petiveria), включающий 2 вида, распространен от Флориды до Аргентины. Это травянистые многолетники высотой до 1 м, с мелкими цветками в колосовидных кистях.

Три вида тропического американского рода *ривина* (Rivina) — многолетники с мелкими зеленоватыми, белыми, розовыми или пурпуровыми цветками в длинных кистях, красными или оранжевыми ягодами и яйцевидными листьями (рис. 184). *Ривина низкая* (R. humilis)

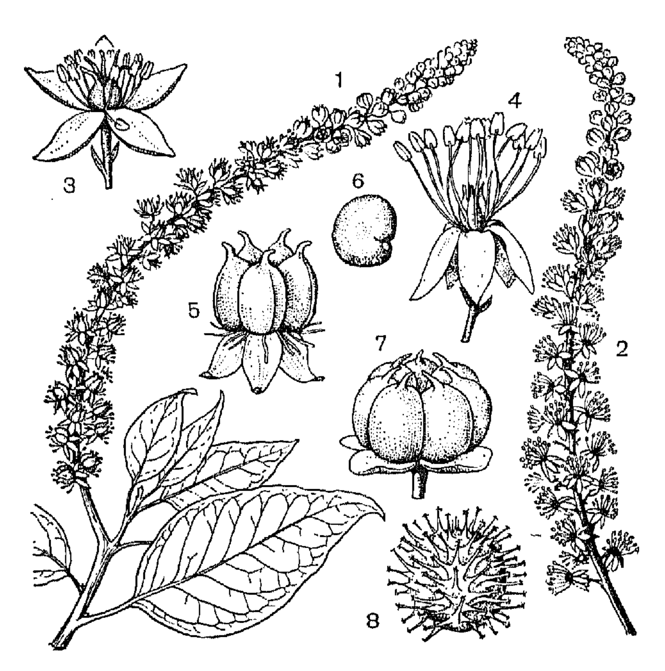


Рис. 183. Лакопосовые.

Лаконос двенадцатитычинковый (Phytolacca dodecandra): *1* — женское соцветие; *2* — мужское соцветие; *3* — женский цветок; *4* — мужской цветок; *5* — плод; *6* — семя. Лаконос семитычинковый (P. heptandra): *7* — плод. Микротея майпурская (Microtea maypurensis): *8* — плод.

Рис. 184. Ривина низкая (Rivina humilis):
1 — ветвь с цветками и плодами; *2* — цветок; *3* — плод; *4* — семя.

известна в культуре и как рудеральное растение, распространенное от Техаса и Флориды до Чили и Аргентины. В качестве красильного и декоративного растения она интродуцирована также в тропической Африке, Азии и Океании. В культуре известна с конца XVII столетия.

В тропической Америке растут 3 вида рода *трихостигма* (Trichostigma) — кустарников высотой 2—5 м, с довольно мелкими белыми, зеленоватыми, пурпуровыми или темно-коричневыми цветками в многоцветковых кистях, черными или пурпуровыми плодами и яйцевидными или эллиптическими листьями.

В Центральной и Южной Америке можно встретить деревца и кусты трех видов рода *леденбергия* (Ledenbergia), по виду напоминающих нашу черемуху, с белыми свисающими метельчатыми соцветиями.

В Южной Америке растут теплолюбивые травы и полукустарники из рода *гиллерия* (Hilleria), с мелкими зигоморфными цветками в кистях, чечевицеобразными плодами и яйцевидными, эллиптическими или продолговатыми листьями.

Подсемейство барбюйевых отличается двухгнездной завязью, образованной двумя сросшимися плодолистиками, плодами-коробочками и семенами, частично заключенными в мясистый ариллус. В этом подсемействе всего один вид — *барбюйя мадагаскарская* (Barbeuia madagascariensis). Барбюйя — древовидная лиана с эллиптическими листьями, черешки которых у основания с сочленением, и некрупными цветками в пазушных щитках. Эндемик прибрежных лесов восточного побережья острова Мадагаскар. По своему облику барбюйя настолько сильно отличается от остальных лаконосовых, что в 1942 г. была выделена японским ботаником Т. Накаи в отдельное семейство.

Подсемейство агдестисовых состоит из монотипного рода *агдестис* (Agdestis), родом с юга США, из Мексики и Центральной Америки. *Агдестис ломоносовый* (A. clematidea) — вьющийся кустарник с сердцевидными листьями и метелками белых ароматных цветков, которые обладают полунижней завязью и коротким столбиком, заканчивающимся тремя-четырьмя рыльцами, сильно отогнутыми наружу и загнутыми назад. Плоды крылатые, но крылья образованы остающимися чашелистиками.

В подсемейство микротеевых входят многолетние или однолетние травы, имеющие очень мелкие цветки с одногнездной, содержащей только один семязачаток завязью и 2—4 рыльцами. В подсемействе 2 рода — неотропический род *микротея* (Microtea) и южноафриканский род *лофиокарпус* (Lophiocarpus).

У девяти видов рода микротея цветки с двумя цельными или трехраздельными рыльцами, мелкие зеленоватые или черноватые плоды, иногда покрытые шипами (рис. 183). Родина микротеи — Антильские острова и Южная Америка.

Несколько видов лофиокарпуса произрастают в Южной Африке. Цветки у них с 4 нитевидными рыльцами. Лофиокарпусы — однолетние травы или полукустарники с нитевидными или линейными листьями и мелкими красно-коричневыми или черноватыми плодами.

Среди лаконосовых есть растения, используемые человеком. Лаконос американский с XVIII в. культивировался в Европе ради темно-красного сока его ягод. Это известный в прошлом краситель вин, придающий светлым винам красивый красный цвет. Позже стало известно, что растение ядовито и примесь его сока вредна. Этот сок иногда применяют при окраске шелка в бордовый цвет. Красильным растением является также ривина низкая. Ее ягоды используют в парфюмерии для приготовления румян (красной краски для щек), а также для подкрашивания светлых цветков в букетах.

Лаконос американский широко известен и как лекарственное растение, применяемое в официальной медицине ряда стран Европы и Америки. Например, в фармакопее США плоды и корни этого вида значатся как слабительное и рвотное средство, а также рекомендуются при кожных болезнях. В СССР лаконос используют в составе препаратов акофит и ангиноль. Препараты из свежих корней лаконоса применяют также в гомеопатии. Лаконос ядовит для скота, но птицы поедают его ягоды без вреда.

Петиверия луковая (Petiveria alliacea), обладающая запахом лука-порея, употребляется как наружное и внутреннее лекарство. Молоко и даже мясо животных, поевших растения этого вида, приобретают неприятный запах. Сильным слабительным действием обладают корни *анизомерии кожистой* (Anisomeria coriacea).

Толченые плоды лаконоса двенадцатитычинкового, содержащие сапонин, в Африке используют вместо мыла при стирке.

В тропической Америке, Южной и Восточной Азии выращивают как овощ *лаконос съедобный* (Phytolacca esculenta). Молодые побеги употребляют в пищу в вареном виде.

Некоторых представителей семейства лаконосовых разводят в теплых странах в качестве декоративных растений, например лаконос двудомный. Как декоративный вечнозеленый вьющийся кустарник применяют в субтропиках эрсиллу. Широко распространена в культуре также ривина низкая, имеющая очень декоративные плоды. Иногда культивируют *трихостигму перуанскую* (Trichostigma peruviana), обладающую красиво окрашенной листвой (листья сверху бронзовые, а снизу красные) и длинными темно-коричневыми кистевидными соцветиями.

СЕМЕЙСТВО АХАТОКАРПОВЫЕ (ACHATOCARPACEAE)

В этом семействе всего 2 рода и около 10 видов. Они распространены в Америке от Техаса и Северо-Западной Мексики до Парагвая и Аргентины. Все представители семейства — древесные растения (кустарники или небольшие деревья с колючими ветвями). Вторичный рост стебля у них нормального типа. Листья очередные, цельные, цельнокрайние, лишенные прилистников. Цветки собраны в небольшие пазушные соцветия, мелкие, двудомные, безлепестные. Чашелистиков 4—5, маленьких, травянистых, остающихся при плоде. Тычинок 10—20, с тонкими, у основания сросшимися нитями. Гинецей из 2 сросшихся плодолистиков, с короткими свободными столбиками. Завязь верхняя, одногнездная, с одним базальным семязачатком. Плод ягодообразный, маленький. Семя с сильно согнутым кольцевидным зародышем, окружающим обильный мучнистый перисперм.

СЕМЕЙСТВО НИКТАГИНОВЫЕ (NYCTAGINACEAE)

Никтагиновые распространены в тропических и субтропических областях всех континентов, но подавляющее большинство представителей этого семейства произрастает в Америке. Лишь немногие никтагиновые встречаются в Старом Свете. В семействе до 30 родов и около 300 видов.

По внешнему виду никтагиновые очень различны. Наряду с деревьями и кустарниками имеются также травы (многолетние или однолетние), а наряду с прямостоячими формами встречаются и лианы. Листья супротивные или реже очередные, в большинстве случаев цельные и всегда цельнокрайние, без прилистников. Из анатомических особенностей укажем аномальный способ вторичного роста концентрического типа, характерный также для древесных лаконосовых.

Цветки никтагиновых собраны обычно в верхоцветные соцветия. Они обоеполые или однополые (однодомные или двудомные), актиноморфные, редко зигоморфные. У большинства родов чашечка малозаметная, но у видов родов

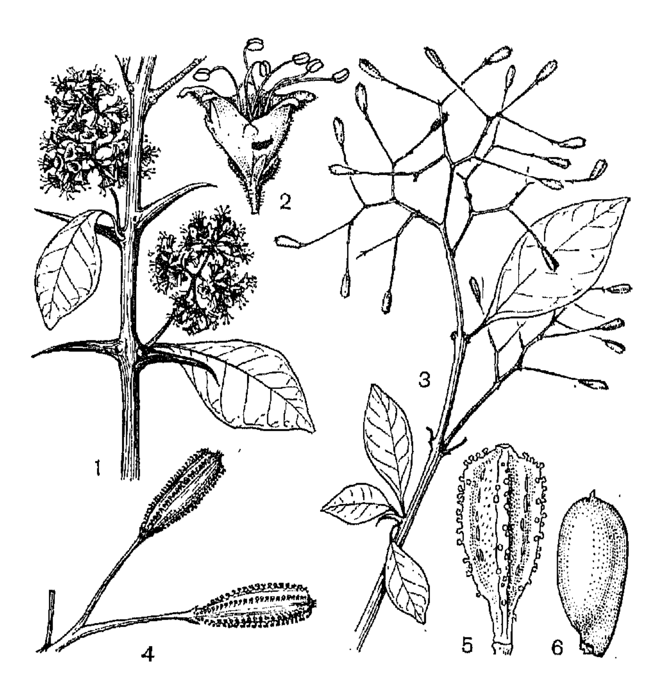


Рис. 185. Никтагиновые.

Пизония колючая (Pisonia aculeata): *1* — участок ветки с шипами; *2* — мужской цветок (увел. 4); *3* — ветвь с молодыми плодами; *4* — плоды. *Бурхавия диффузная* (Boerhavia diffusa): *5* — разросшееся основание чашечки с плодом (увел. 10); *6* — плод (увел. 10).

мирабилис (Mirabilis) и *окения* (Okenia) чашечка большая, окрашенная, с длинной трубкой. Такая чашечка внешне очень похожа на венчик. К тому же она окружена покрывалом из нескольких прицветничков, напоминающих чашечку. Неспециалист, человек, не искушенный в тонкостях ботанической морфологии, легко может принять это покрывало за настоящую чашечку. Этот чашечковидный характер покрывала можно видеть, например, у широко разводимой в качестве декоративного растения неотропической многолетней травы *мирабилис ялапа* (Mirabilis jalapa). Сходство с чашечкой усиливается тем, что покрывало заключает только один цветок. Трубчатая же чашечка этого растения внешне неотличима от сростнолепестного венчика. Но если мы посмотрим на цветки других видов мирабилиса, например *мирабилиса многоцветкового* (M. multiflora), то легко убедимся в том, что похожее на чашечку покрывало содержит несколько цветков и, таким образом, не может быть настоящей чашечкой. Таким образом, у мирабилиса чашечка несет функцию венчика, а функцию чашечки взяли на себя прицветнички. Несколько иную картину мы можем видеть у видов южноамериканского рода *бугенвиллея* (Bougainvillea). Чашечка у бугенвиллеи хотя тоже венчиковидная, но менее ярко окрашенная, а 3 крупных прицветничка обычно ярко окрашены и выполняют функцию венчика. Аналогичные лепестковидные прицветнички развиты и у индийского рода *колиньония* (Colignonia).

Что касается андроцея и гинецея никтагиновых, то их строение не отличается сколько-нибудь существенно от строения этих органов у лаконосовых. Тычинок обычно столько же, сколько чашелистиков, реже меньше (изредка только одна) или больше; нити тычинок часто неравной длины, свободные или сросшиеся у основания в трубку. Гинецей состоит из одного плодолистика, с длинным тонким столбиком и одним базальным семязачатком. Плод — орешек, заключенный в разрастающееся после отцветания основание чашечки. Обычно чашечка при плоде представляет собой кожистую оболочку, но изредка (у *бурхавии диффузной* — Boerhavia diffusa) ее основание превращается в мясистую оболочку с железистым опушением вдоль ребер (рис. 185). Семя с большим и обычно согнутым зародышем и обильным или скудным периспермом.

Эволюция семейства никтагиновых шла по пути возрастающего приспособления к опылению насекомыми, а в некоторых случаях также птицами. Поэтому эволюция цветка пошла у них по пути усложнения, а не упрощения. Но отсутствие венчика указывает на то, что ближайшие предки никтагиновых были скорее всего растениями ветроопыляемыми. Если это так, то энтомофилию у никтагиновых следует считать вторичной. Но, несмотря на это, приспособление цветков никтагиновых к опылению насекомыми достигло очень высокого уровня развития, и их опылителями являются преимущественно высокоспециализированные в этом отношении перепончатокрылые и чешуекрылые, в том числе длиннохоботковые. В некоторых случаях наблюдается самоопыление.

Семейство никтагиновых далеко не однородно и поэтому подразделяется на 5 триб: никтагиновые (Nyctagineae), пизониевые (Pisonieae), колиньоновые (Colignonieae), болдоевые (Boldoeae) и левкастеровые (Leucastereae).

Триба никтагиновых самая большая. Она включает кустарники, полукустарники и травы большей частью с обоеполыми цветками и более или менее загнутым или крючковидным зародышем. Одним из самых известных родов этой трибы является упоминавшийся уже выше мирабилис, что в переводе с латинского языка значит «удивительный». В этом роде около 50 видов. Синонимом мирабилиса является название *никтаго* (Nyctago), откуда и произошло название семейства. Почти все виды этого рода растут в Америке (на севере до Южной Канады), за исключением *мирабилиса гималайского* (Mirabilis himalaicus), рас-

пространенного от Западных Гималаев до Юго-Западного Китая. Многолетние травы, нередко полукустарники, часто с утолщенными и клубневидными корнями, 5-лопастным чашечковидным покрывалом и венчиковидной чашечкой с длинной трубкой, которая у *мирабилиса длинноцветкового* (M. longiflorus) достигает в длину 15—17 см. Цветение мирабилиса начинается во второй половине дня. Уже через несколько часов первые цветки увядают и распускаются новые. Так продолжается до раннего утра. Указанная последовательность в распускании цветков дает возможность цветкам мирабилиса опыляться разными опылителями, тем самым повышая шансы их опыления. Главными опылителями цветков мирабилиса являются бражники (бабочки сем. Sphingidae). Подобно колибри, они способны «стоять» в воздухе и на лету высасывать нектар длинными хоботками. Некоторые виды, например *мирабилис Фрэбеля* (M. froebelii), опыляются также перепончатокрылыми и птицами (колибри). Цветки мирабилиса Фрэбеля остаются открытыми до середины утра, поэтому их могут посещать и перепончатокрылые и даже колибри. У других видов, например у мирабилиса многоцветкового, цветки распускаются в сумерки и закрываются вскоре после восхода солнца, что исключает эффективное посещение их другими опылителями, кроме бражников. Садовая форма мирабилиса ялапа, цветение которой продолжается до раннего утра, также опыляется только бражниками. У *мирабилиса ночецветного* (M. nyctaginea) во вторую половину дня и утром цветки опыляются пчелами, а ночью — мелкими совками, или ночницами (бабочки сем. Noctuidae).

Род окения с единственным видом *окенией подземной* (Okenia hypogaea) распространен от южной оконечности Флориды (острова Флорида-Кис) через Мексику до Центральной Америки. Это стелющееся железисто опушенное однолетнее растение с супротивными листьями, произрастающее на приморских песках. Оно интересно тем, что его плоды по мере созревания глубоко внедряются в песок, на глубину от 10 до 30 см, где и происходит их дозревание и прорастание. Как известно, аналогичное явление наблюдается у широко культивируемого земляного ореха, или арахиса, из семейства бобовых.

К трибе никтагиновых относится также род *коммикарпус* (Commicarpus), включающий около 16 видов, распространенных в тропических и субтропических странах обоих полушарий. Один из видов этого рода — *коммикарпус плюмбаговый* (C. plumbaginea), распространенный в Африке и на Аравийском полуострове, достигает Юго-Восточной Испании, где встречается на известняках Валенсии и Мурсии. Это единственный представитель семейства, произрастающий в Европе в диком виде.

Другой представитель трибы — североамериканский род *аброния* (Abronia) — насчитывает около 35 видов. Это многолетние или однолетние травы. Некоторые виды абронии, особенно *аброния зонтичная* (A. umbellata), характеризующаяся зонтичными соцветиями, имеют декоративное значение. Чашечка у абронии венчиковидная, с удлиненной трубкой, приспособленной к опылению длиннохоботковыми насекомыми. Очень интересной особенностью абронии является однодольность ее зародыша, что объясняется редукцией одной из двух семядолей.

Широко известен род бугенвиллея, включающий около 15 видов, распространенных в тропических и субтропических областях Южной Америки. Бугенвиллеи — невысокие деревья или чаще кустарники, ползучие, лазящие или цепляющиеся. Покрывало из трех пурпуровых, красных, оранжевых или белых прицветничков заключает группу из трех цветков, цветоножки которых приросли к средней жилке прицветничков. Опыление производится насекомыми, иногда, вероятно, также колибри. Некоторые виды бугенвиллеи обладают хорошими декоративными качествами. Их охотно разводят в теплых странах, где они образуют изгороди и покрывают беседки, стены домов и даже крыши. Особенно популярны два бразильских вида — *бугенвиллея голая* (Bougainvillea glabra, табл. 49) и *бугенвиллея замечательная* (B. spectabilis). Выведено множество садовых сортов, отличающихся удивительной красотой. Читатель может увидеть бугенвиллеи в садах Черноморского побережья Кавказа и Крыма.

Наконец, из представителей трибы никтагиновых следует упомянуть оригинальный монотипный род *феоптилум* (Phaeoptilum), эндемичный для Анголы и Юго-Западной Африки. Этот сильно ветвистый колючий кустарник является единственным для Африки эндемичным родом никтагиновых.

Виды трибы пизониевых характеризуются большей частью однополыми цветками и прямым зародышем. Все представители трибы — деревья или кустарники. Из относящихся к этой трибе растений особенно интересна *пизония* (Pisonia) — пантропический (но главным образом американский) род, насчитывающий от 35 до 75 видов. Виды рода пизония — деревья и кустарники с супротивными или частично очередными листьями. Плод пизонии заключен в остающуюся чашечку, усаженную рядами липких железистых волосков

с дисковидными головками (рис. 185). Благодаря этим желёзкам плоды пизоний легко прилипают к любому предмету, в частности даже к перьям птиц, чем и объясняется широкое распространение этих растений на многих островах Тихого океана. Однако пизония не вполне безопасна для животных. На некоторых тихоокеанских островах мелкие птицы и даже пресмыкающиеся нередко бывают настолько облеплены массой плодов *пизонии большой* (P. grandis) и *пизонии зонтичной* (P. umbellifera), что теряют способность двигаться и погибают.

Триба колиньоновых состоит из одного рода колиньония (около 10 видов), распространенного в Андах от Эквадора до Аргентины. Травы с супротивными листьями, обоеполыми цветками и кольцевым или подковообразным зародышем. Характерны белые листовидные верховые листья, служащие для привлечения насекомых.

Небольшая триба болдоевых включает 3 монотипных рода. Наиболее известна *болдоя пурпуровая* (Boldoa purpurascens) — рудеральное растение, распространенное в Мексике и Центральной Америке.

В трибе левкастеровых 4 монотипных рода, представленных древесными растениями с обоеполыми цветками. *Райхенбахия жестковолосая* (Reichenbachia hirsuta) — рудеральное растение, распространенное в Мату-Гросу (Аргентина).

Значение никтагиновых в жизни человека заключается главным образом в декоративности многих их представителей (особенно видов бугенвиллеи, мирабилиса и абронии). Некоторые никтагиновые используются в народной медицине. На Малайском архипелаге культурную форму *пизонии лесной* (Pisonia sylvestris), известную под названием *пизония белая* (P. alba), разводят в качестве пищевого растения. Молодые листья «салатного дерева», как там называют это растение, употребляют в пищу в виде салата. Древесные виды никтагиновых местное население использует для живых изгородей и в качестве строительного материала.

СЕМЕЙСТВО АИЗООНОВЫЕ (AIZOACEAE)

Даже ботаника аизооновые поражают многообразием форм, часто необычным внешним видом и яркими цветками. Только в этом семействе есть растения, получившие образное название «живые камни». В середине XVII в. было положено начало разведению аизооновых, первоначально в Англии. Впоследствии многие аизооновые стали распространенными декоративными растениями, например *мезембриантемум хрустальный*, или «ледяная трава» (Mesembryanthemum crystallinum).

В семействе аизооновых 11 родов, но если согласиться с теми ботаниками, которые выделяют из рода мезембриантемум от 100 до 120 отдельных родов, то число их увеличится до 120—130. Что касается числа видов, то и в этом отношении нет полной ясности. Одни авторы, например английский ботаник Х. К. Эйри-Шоу (1973), исключающий из аизооновых тетрагониевые, насчитывают 1200 видов, в то время как другие доводят их число до 2500.

Аизооновые распространены главным образом в Южной и Юго-Западной Африке. Более всего они представлены в Капской области, особенно на плоскогорье Карру. Эта полупустыня, прорезанная пересыхающими руслами рек, с небольшим годовым количеством осадков (100—300 мм), с плодородными, но физиологически сухими почвами, с ночными температурами ниже 0 °C, является родиной абсолютного большинства видов этого семейства, так же как и многих других суккулентных растений. В прибрежных пустынях Юго-Западной Африки, сложенных из гранита и гнейса, где за год выпадает лишь 17—25 мм осадков, аизооновые представлены еще достаточно широко. В течение почти 9 месяцев растения этих областей используют только влагу туманов и рос. Далее на восток и север, в Трансваале, Оранжевой Республике и в полупустыне Калахари, число аизооновых резко уменьшается, а в Северной Африке и странах Средиземноморья встречаются лишь единичные виды, такие, как *мезембриантемум узелковоцветный* (M. nodiflorum), мезембриантемум хрустальный, *карпобротус съедобный* (Carpobrotus edulis), некоторые виды *аизоона* (Aizoon) и *тетрагонии* (Tetragonia). Единственным представителем аизооновых в тропической Африке является *опофитум пальцевидный* (Oophytum dactylinum). В горах Эфиопии на высоте 3600 м над уровнем моря встречаются *триходиадема Шимпера* (Trichodiadema schimperi) и два вида *делоспермы* (Delosperma abyssinica и D. oehleri). По берегам Красного моря в Аравии, а также в Египте распространен *опофитум Форскола* (Oophytum forskahlei).

Вторым центром распространения аизооновых после Африки является область Австралии, Новой Зеландии и Тасмании. Здесь встречаются представители родов карпобротус (5 видов), тетрагония, аизоон. Карпобротус и мезембриантемум имеют самый большой ареал в семействе. Первый, помимо Австралии, встречается также по побережью Чили, Калифорнии (США), Нижней Калифорнии (Мексика), а второй — в Южной Африке, на Канарских островах, в Средиземноморье, Аравии, Иране

и Калифорнии. На засоленных почвах тропических и субтропических побережий очень широко представлены виды родов *сезувиум* (Sesuvium) и *триантема* (Trianthema).

К семейству аизооновых относятся однолетние или многолетние травы, кустарники или полукустарнички. Листья у них без прилистников, суккулентные. У *фаукарии* (Faucaria, табл. 50) и *цефалофиллума* (Cephalophyllum) они собраны в розетку. *Псилокаулон* (Psilocaulon) — единственный род, представленный стеблевыми суккулентами.

Аизооновые растут главным образом в субтропических полупустынях и обладают целым рядом приспособлений, позволяющих уменьшить испарение влаги в условиях засушливого климата. Это опушение, восковой налет, выделение желёзками липкого сока (*псаммофора*— Psammophora, *аренифера* — Arenifera), развитие на эпидерме листа сосочков, наполненных водой, блестящая поверхность которых отражает солнечные лучи («ледяная трава»). У многих аизооновых (*литопс* — Lithops, *фенестрария* — Fenestraria) ткань листа, расположенная под эпидермой (мезофилл), не содержит хлорофилла и выполняет водозапасающую функцию. Эти крупные разросшиеся водоносные клетки образуют у поверхности листа так называемые листовые окна. Жаркие лучи солнца, проходя сквозь них, достигают хлорофиллоносных клеток в значительной степени ослабленными. Сила солнечных лучей уменьшается и за счет образования в эпидерме листа кристаллов оксалата кальция, через которые лучи проходят в глубь ткани, как через матовое стекло. У большинства аизооновых фотосинтезирующие хлорофиллоносные клетки хорошо видны в отраженном свете в виде темных точек, а у литопсов они располагаются на защищенных от лучей солнца частях растения в виде так называемых ассимиляционных полей.

Корни многих аизооновых (делосперма, триходиадема, *аридария* — Aridaria) утолщаются и служат в качестве водозапасающего органа. Как защитная реакция на сухость климата проявляется также диморфизм листьев. У *митрофиллума колпачкового* (Mitrophyllum mitratum) и *монилярии гороховидной* (Monilaria pisiforme) при наступлении неблагоприятных условий развивается пара очень маленьких, сросшихся друг с другом почти до самой вершины, сочных или пленчатых листьев, в которых надежно укрыта следующая молодая пара листьев. С начала вегетации молодые листья разрывают «листья-оболочки» и достигают нормальной величины — длины 10—15 см. В дальнейшем они засыхают, и вновь образуется пара «защитных» листьев.

Суккулентность листьев вместе с изменением их формы особенно ярко проявляется у литопсов и *гиббеумов* (Gibbaeum). В этом случае стебель редуцируется настолько, что мы его практически не видим. Растение существует в виде пары сочных, ежегодно сменяющихся листьев, сросшихся до половины или почти до вершины. Они почти целиком скрыты в почве. На поверхности остаются лишь «листовые окна», а у представителей рода *офтальмофиллум* (Ophthalmophyllum) во время летней жары, когда у растений наступает период покоя, надземные части целиком втягиваются в почву. Листья литопсов, гиббеумов, *плейоспилосов* (Pleiospilos, табл. 50) настолько сливаются с окружающим ландшафтом (мимикрия), что они получили образное название «живые камни». Даже опытный глаз ботаника не сразу различит растения, в казалось бы, безжизненных «камнях». Исследователь флоры Южной Африки Р. Марлот случайно открыл новый вид аизооновых, решив опереться о камень, оказавшийся подушковидной формой *титанопсиса известкового* (Titanopsis calcarea).

Цветки аизооновых обоеполые, в небольших верхоцветных соцветиях, а у литопсов в результате редукции соцветия одиночные. Чашечка состоит из 2—8, чаще из 5 более или менее сросшихся в трубку мясистых чашелистиков. Ярко окрашенные лепестки представляют собой видоизмененные тычинки. Они многочисленны, в 1—6 кругах, большей частью линейные и приросшие к трубке чашечки. Тычинки нитевидные, в числе 4—5, 8—10 или в результате расщепления многочисленные (у плейоспилоса — до 1000), свободные или сросшиеся у основания в пучки, редко тычинка одна. Часто присутствуют стаминодии. Гинецей состоит из 2—5 или более плодолистиков, синкарпный, редко переходный к паракарпному со свободными столбиками. Завязь верхняя, полунижняя или нижняя, (1) 2 — 23-гнездная. Семязачатков в каждом гнезде много, редко один.

Цветки аизооновых опыляются насекомыми, самостерильные, за исключением цветков *аптении сердцелистной* (Aptenia cordifolia); тычинки созревают раньше рылец (протандрия). У *эрепсии изменчивой* (Erepsia mutabilis) и *ромбофиллума долотовидного* (Rhombophyllum dolabriforme) в ответ на раздражение наблюдается автономное движение тычинок, а у старых цветков *доротеантуса злакового* (Dorotheanthus gramineus) относительно крупные пыльники тычинок в процессе роста принимают горизонтальное положение, удобное для опыления насекомыми. Изменяется и положение цветка. В результате неравномерного роста

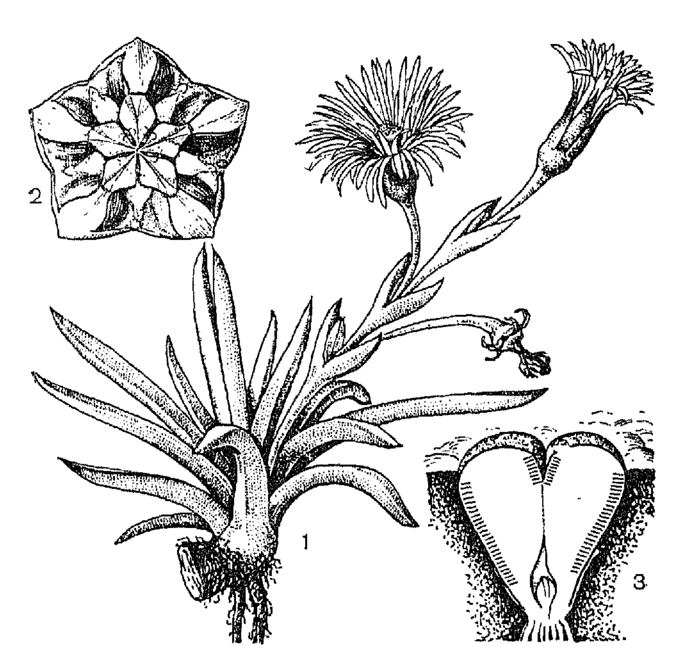


Рис. 186. Аизооновые.

Бергерантус стрелконосный (Bergeranthus scapiger): *1* — цветущее растение; *2* — раскрытый плод. Конофитум (Conophytum sp.): *3* — схематический рисунок растения; штрихами показаны участки с хлорофиллоносными клетками.

и искривления цветоножки, принимающей *S*-образную форму, плод ложится на землю.

Цветки аизооновых внешне напоминают соцветия сложноцветных и принадлежат к числу красивейших цветков растительного мира. Во время цветения серые унылые пустыни покрываются на короткое время их яркими, белыми, красными или желтыми цветками. Они раскрываются обычно в полдень (откуда и происходит старое написание рода — Mesembrianthemum: от греч. mesembria — полдень и anthos — цветок). У ромбофиллума долотовидного цветки открываются только к вечеру, а у *аридарии ночецветной* (Aridaria noctiflora) — ночью. Цветки эрепсий (Erepsia heteropetala, E. gracilis) остаются открытыми весь период их цветения.

Плоды аизооновых, за исключением плодов карпобротуса,— четырех- —многогнездные, локулицидные, редко септицидные коробочки, чрезвычайно сложно устроенные (рис. 186) и обладающие гигроскопическим механизмом открывания. Плодолистики наверху заканчиваются специальными гигроскопическими пластинками, которые с первыми каплями дождя разбухают, давят на верхушки створок плода, в результате чего происходит раскрывание коробочки. В дальнейшем током воды семена отрываются от семяножек и скапливаются вблизи центральной колонки плода под веерообразными пластинчатыми опахалами, представляющими собой выросты наружных стенок гнезд завязи. Благодаря все увеличивающемуся давлению воды семена вымываются из-под опахал и попадают в почву. Плоды сохраняются на растении долго. С наступлением засухи они закрываются, чтобы вновь открыться при дождливой погоде. Семена разбрасываются на расстояние не многим более 1 м, чем, вероятно, частично объясняется очень локальное распространение многих видов аизооновых. Так, у *карпантеи послеполуденной* (Carpanthea pomeridiana) за 20 мин выбрасывается до 30 семян на расстояние около 1,5 м.

Своеобразной модификацией описанного выше типа плода является плод *хейридопсиса Марлота* (Cheiridopsis marlothii), в котором образуются специальные трубки, идущие из гнезд завязи вверх. Давление воды в трубках увеличивается, что позволяет с большей силой рассеивать семена.

В плодах аизооновых немецким ботаником Г. Швантесом было открыто интересное явление парасперми и (от греч. para — рядом и sperma — семя). Оно заключается в том, что наряду с обычным развитием семян в гнездах завязи у некоторых видов *апатесии* (Apatesia), *коникосии* (Conicosia), *скиатофитума* (Skiatophytum) семена образуются также в особых полостях — семенных кармашках, расположенных в ткани перегородок. При этом количество семян в гнездах завязи сокращается, а у *гименогине* (Hymenogyne) они даже совсем отсутствуют. Такие плоды, как правило, теряют способность раскрываться во влажном состоянии и при созревании распадаются на отдельные части, каждая из которых содержит по два семенных кармашка с одним-двумя семенами в каждом. Подхваченные ветром, такие части плодов переносятся на большие расстояния. Совсем иной тип плода — ягоду — имеет карпобротус. Плоды карпобротуса съедобного («готтентотские фиги») издавна местные жители употребляют в пищу.

Систематика огромного семейства аизооновых очень сложна. Установление родственных отношений затруднено наличием среди аизооновых многочисленных внешне похожих форм, что вносило большую путаницу, особенно в ранних системах, построенных на признаках вегетативных органов. Особое внимание при разработке системы аизооновых в настоящее время придается признакам плода и числу и форме нектарников. Семейство аизооновых подразделяется на 6 подсемейств: аизооновые (Aizooideae), аптениевые (Aptenioideae), рушиевые (Ruschioideae), гименогиновые (Hymenogynoideae), кариотофоровые (Caryotophoroideae), тетрагониевые (Tetragonioideae).

Подсемейство аизооновых включает 10 родов, объединяемых такими признаками, как верхняя завязь, базальная плацентация и отсутствие лепестков. Больше всего видов (15) в роде аизоон. Виды рода *сезувиум* (Sesuvium) широко распространены на тропических и субтропических побережьях обоих полушарий. В Австралии на засоленных почвах растут триантемы (20 видов), из которых *триантема портулаковая* (Trianthema portulacastrum) встречается также в Америке.

Виды подсемейства аптениевых характеризуются полунижней завязью, центрально-угловой плацентацией и гигроскопической 3—5-гнездной коробочкой. Сюда относятся широко распространенные в оранжерейной и садовой культуре аптения сердцелистная и виды мезембриантемума. Очень интересен по габитусу *дактилопсис пальчатый* (Dactylopsis digitata) родом из Капской области. В природе он образует большие подушки, а цветки его в течение нескольких недель остаются открытыми и днем и ночью.

Виды, входящие в самое обширное подсемейство — рушиевых,— обладают нижней завязью, базальной или постенной плацентацией и разнообразными плодами (гигроскопическая коробочка, сухая разламывающаяся коробочка с семенными кармашками и ягода). Сюда относятся растения различного габитуса: однолетние стелющиеся травы (анатесия, карпантея), кустарнички (*рушия* — Ruschia, делосперма, *лампрантус* — Lampranthus), а также в высшей степени суккулентные формы с видоизмененными и часто сросшимися вместе листьями (литопс, *конофитум* — Conophytum, фенестрария) (рис. 186, 187, 188, табл. 50). Многие виды культивируются в оранжереях ради красивых цветков.

Следующие три подсемейства содержат по одному роду. Гименогиновые характеризуются нижней завязью, центрально-угловой плацентацией и разламывающейся на 18—21 часть коробочкой с семенными кармашками. Род гименогине (2—3 вида) представлен однолетними травами со слабо суккулентными листьями. В подсемействе кариотофоровых монотипный род *кариотофора* (Caryotophora). У единственного вида этого рода — *кариотофоры скиатофитовой* (C. skiatophytoides) — крупные белоснежные цветки, нижняя завязь, центрально-угловая плацентация и сильно одревесневшая разламывающаяся коробочка. Подсемейство тетрагониевых включает 50—60 видов, для которых характерны полунижняя завязь с одним семязачатком в каждом плодолистике и крепкий, неразламывающийся плодкоробочка. Все тетрагонии — ксерофиты, распространенные главным образом в южном полушарии (Южная Африка, Южная Америка, Австралия, Новая Зеландия, Полинезия, Юго-Восточная Азия). Часто культивируется в качестве овоща «новозеландский шпинат» (Tetragonia tetragonioides).

СЕМЕЙСТВО КАКТУСОВЫЕ (CACTACEAE)

Кактусы ассоциируются в нашем сознании с чем-то колючим, толстым и необычным. Внешнее несходство с другими растениями сразу же привлекло к ним первых мореплавателей, вступивших на Американский материк. Как диковины природы их стали ввозить в Европу, украшая «аптекарские огороды» и частные коллекции. Первые кактусы, ставшие известными европейцам, были *мелокактус* (Melocactus), *цереус* (Cereus) и *опунция* (Opuntia). Крупную коллекцию кактусов собрал уже во второй половине XVI в. лондонский аптекарь Морган. В России они появились, по всей вероятности, в начале XVIII в., одновременно с организацией одного из первых ботанических садов — Аптекарского огорода, ныне Ботанического сада Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

Семейство кактусовых является в высшей степени специализированным. В процессе длительного исторического развития, как у растений засушливых областей (пустынь и полупустынь), у кактусов возникли приспособления, направленные на экономный расход влаги и максимальное ее запасание. Это отложило отпечаток на их внешний облик, внутреннее строение и механизм фотосинтеза, при котором активное поглощение углекислого газа происходит в ночные часы.

Необычность и своеобразие кактусов проявляются уже при первом знакомстве с их проростками. Они имеют сочный гипокотиль (подсемядольное колено) и сильно редуцированные семядоли (рис. 189), а у *мамиллярий* (Mammillaria) их вообще практически трудно различить. И лишь у немногих кактусов, главным образом жителей влажного тропического леса, *гилоцереусов* (Hylocereus), *эпифиллумов* (Epiphyllum) или у наиболее древних представителей семейства *пересквй* (Pereskia) семядоли развиты хорошо.

Главный корень у кактусов служит в основном для укрепления стебля в почве. Очень скоро даже у самых молодых сеянцев образуется большая система боковых корней, осуществляющих всасывание из почвы воды с растворенными в ней солями. У *мелокактуса крученого* (Melocactus intortus), например, она достигает в длину 7 м. Расположенные на глубине всего 5—6 см от поверхности почвы, корни «улавливают» даже незначительное коли-

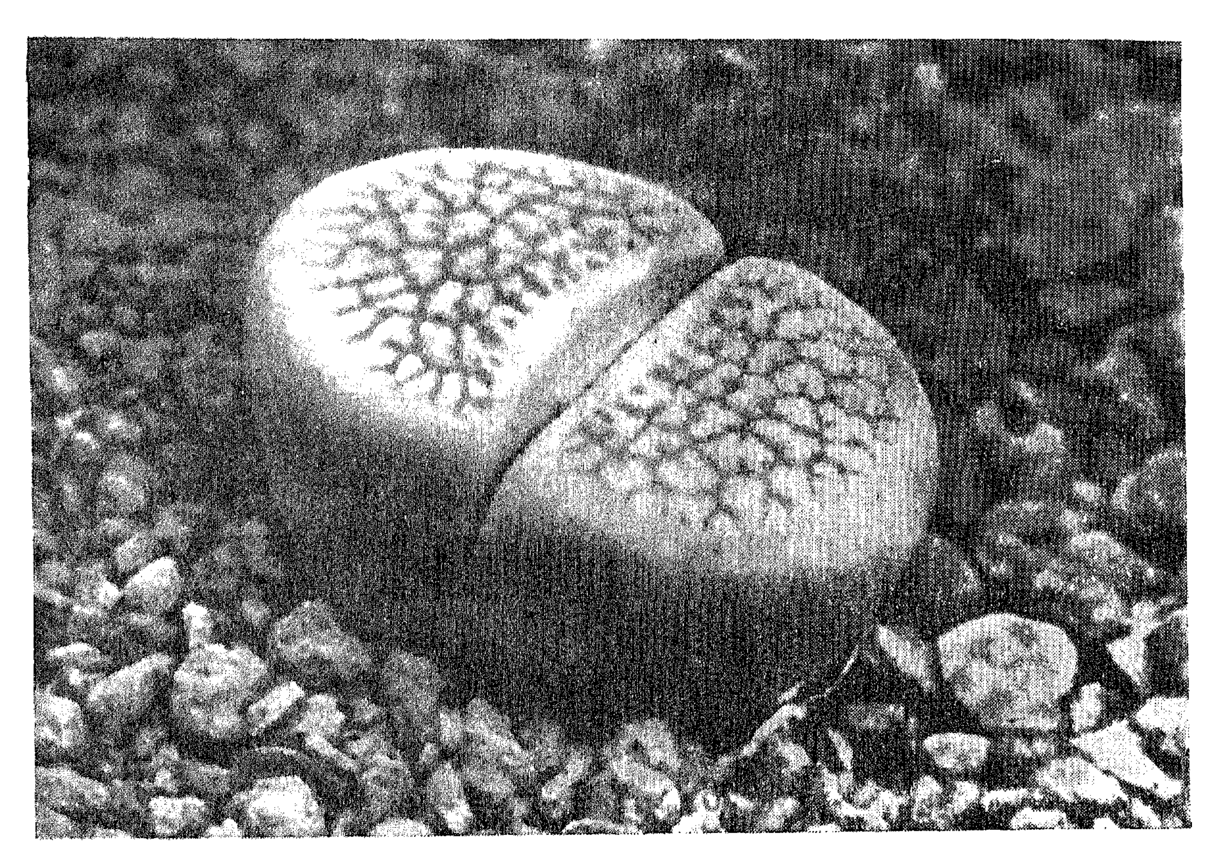


Рис. 187. Литопс кегелевидный (Lithops turbiniformis).

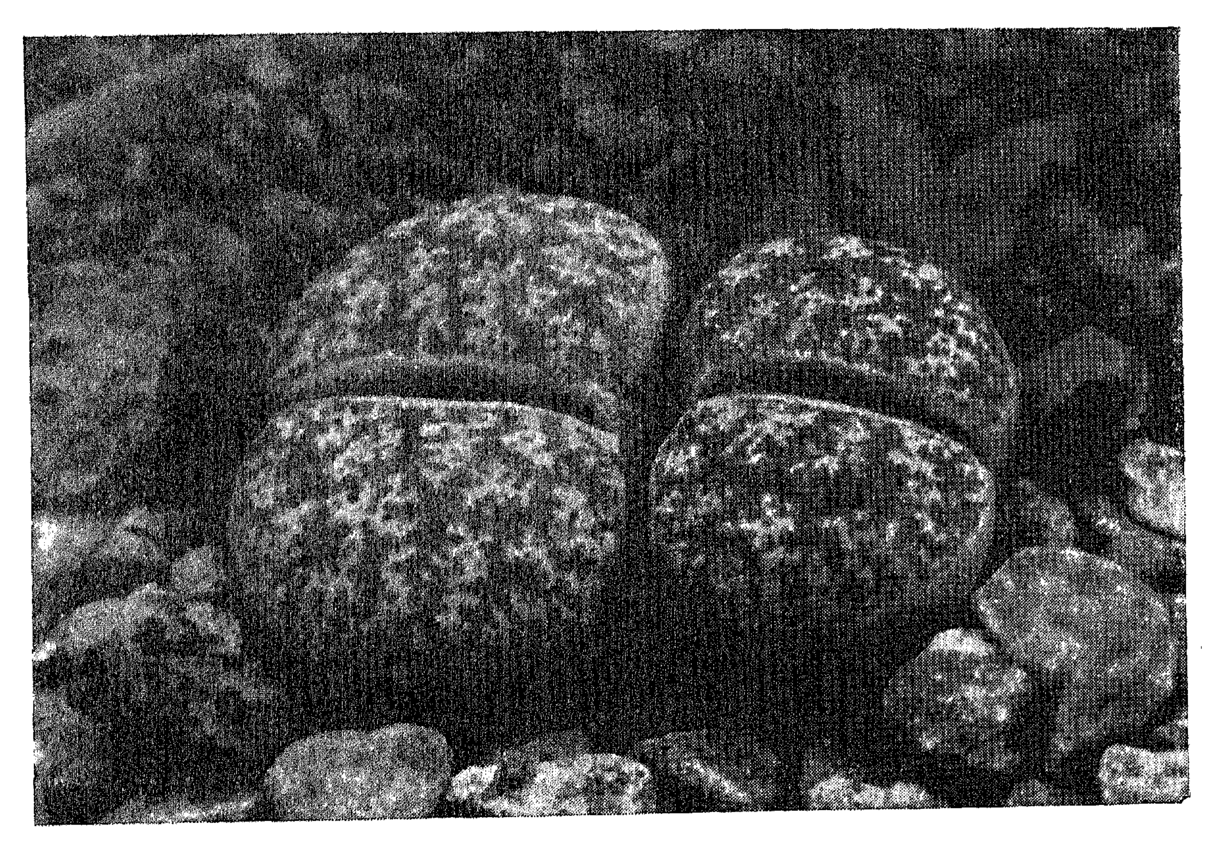


Рис. 188. Литопс Лесли (Lithops leslici).

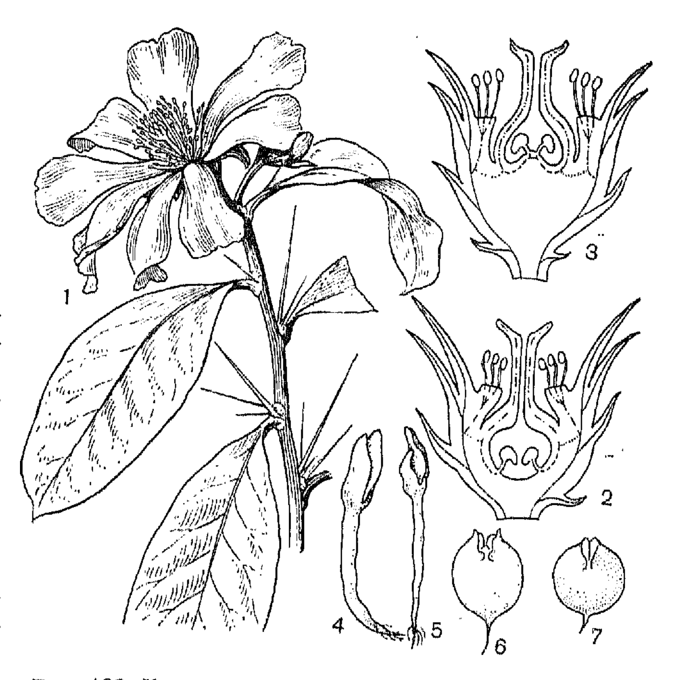


Рис. 189. Кактусовые.

Переския крупнолистная (Pereskia grandifolia): *1* — цветущая ветвь; *2* — разрез цветка. *Переския шиповатая* (P. aculeata): *3* — разрез цветка. *Проростки кактусов* (увел. 10): *4* — коринопунция Стэндли (Corynopuntia standleyi); *5* — рипсалис кожистый (Rhipsalis coriacea); *6* — ферокактус щетиноколючковый (Ferocactus setispinus); *7* — гимнокалициум обнаженный (Gymnocalycium denudatum).

чество влаги. У многих кактусов главный корень сильно утолщается, превращаясь в своеобразный «склад» питательных веществ. У *неопортерии реповидной* (Neoporteria napina) он достигает в диаметре 60 см, масса его доходит до 50 кг.

У эпифитных кактусов (эпифиллум, *рипсалис* — Rhipsalis и др., табл. 51) на стеблях развиваются придаточные корни. Их функции — улавливание влаги из воздуха и прикрепление растения к стволам деревьев. Однако придаточные корни возникают не только у эпифитных кактусов, но также на молодых побегах, так называемых детках у *эхинопсисов* (Echinopsis), некоторых видов *гимнокалициума* (Gymnocalycium, рис. 190) и мамиллярий. Детки опадают с материнского растения и, имея готовые корни, быстро укореняются.

Стебли кактусов многолетние (исключение составляет *опунция Чаффи* — Opuntia chaffeyi, надземный побег которой отмирает с наступлением засухи), как правило, сочные, зеленые, без листьев, покрыты колючками, или волосками, или и теми и другими одновременно. Лишь некоторые кактусы, такие, как переския (табл. 52) и *перескиопсис* (Pereskiopsis), имеют деревянистый стебель и нормально развитые широкие листья. У опунций листья сильно изменены до крошечных, длиной 2—5 мм, сочных, шиловидных образований, которые появляются весной на очень короткое время, а затем быстро засыхают и опадают. У представителей подсемейства кактусовых — самого обширного в семействе — степень редукции листьев зашла еще дальше. Они закладываются на точке роста стебля в виде микроскопических бугорков (листовых зачатков), у *эхиноцереуса Райхенбаха* (Echinocereus reichenbachii), например, высотой не более 100 мкм. Если у большинства растений из зачатка листа развивается лист, то у кактусов интенсивно идет деление и разрастание клеток основания листа, а пластинка листа не развивается совсем. Разросшиеся основания листьев выступают на стеблях кактусов в виде сосочков и ребер, как, например, у *астрофитума звездчатого* (Astrophytum asterias, рис. 191) и *обрегонии Де Негри* (Obregonia denegrii, рис. 192). Отсутствие листьев — одно из приспособлений к засушливому климату, благодаря которому кактусы меньше испаряют воды. Функцию же листа — процесс фотосинтеза — осуществляет у кактусов зеленый стебель. С этой особенностью кактусов тесно связана и другая их характерная черта — слабое развитие проводящих пучков. Сосудов в каждом пучке немного, членики их с простой или очень редко с так называемой сетчатой перфорацией. Напротив, флоэма, осуществляющая отток продуктов ассимиляции, значительно более развита.

Анатомическое строение стебля кактусов своеобразно: сильно развита основная ткань (кора, сердцевина) и главным образом первичная кора, построенная преимущественно из тонкостенных паренхимных клеток. Они составляют у 20-летнего цереуса 90% тканей. Первичная кора и сердцевина служат основной водозапасающей тканью. Крупные экземпляры кактусов накапливают до 2000 л воды! Расходуется она медленно, так как клеточный сок содержит наряду с органическими кислотами и сахарами также слизистые вещества, обладающие водоудерживающими свойствами. Исследования, проведенные в Техасе, показали, что даже после трехмесячной засухи стебли *опунции многоколючковой* (Opuntia polyacantha) содержали почти 81% воды. Испарение воды значительно сокращается благодаря наличию на стеблях кактусов ребер, равномерно распределяющих свет и тень, наличию мощных колючек и густого волосяного покрова, а также благодаря сильному утолщению клеточных стенок эпидермы, часто покрытой слоем воска. Транспирация уменьшается и за счет погружения устьиц в гиподерму. Число их на 1 мм² составляет у *цереуса лазур-*

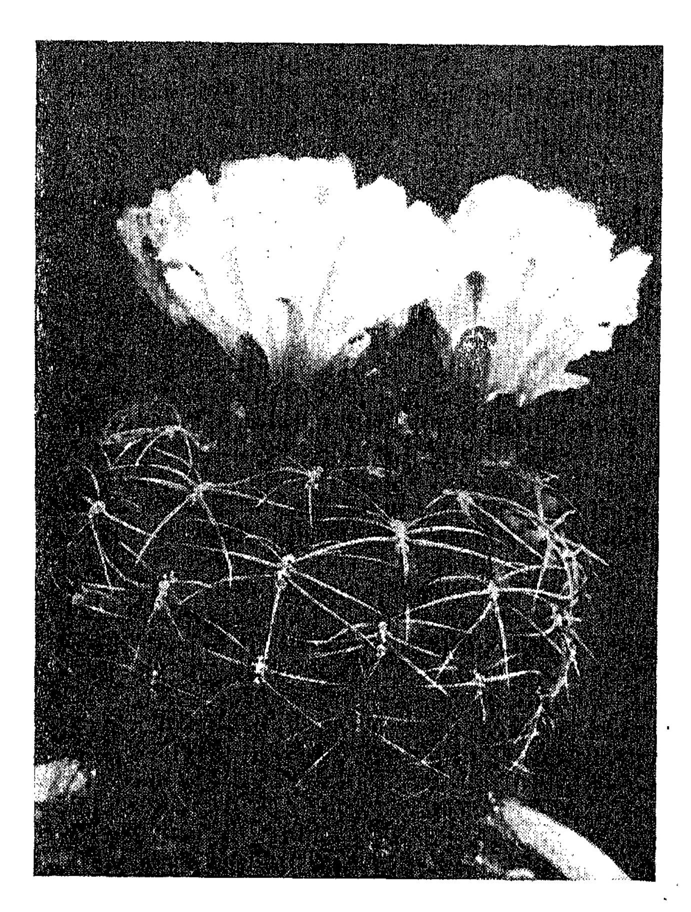


Рис. 190. Гимнокалициум горбатореберный (Gymnocalycium hyboplcurum).

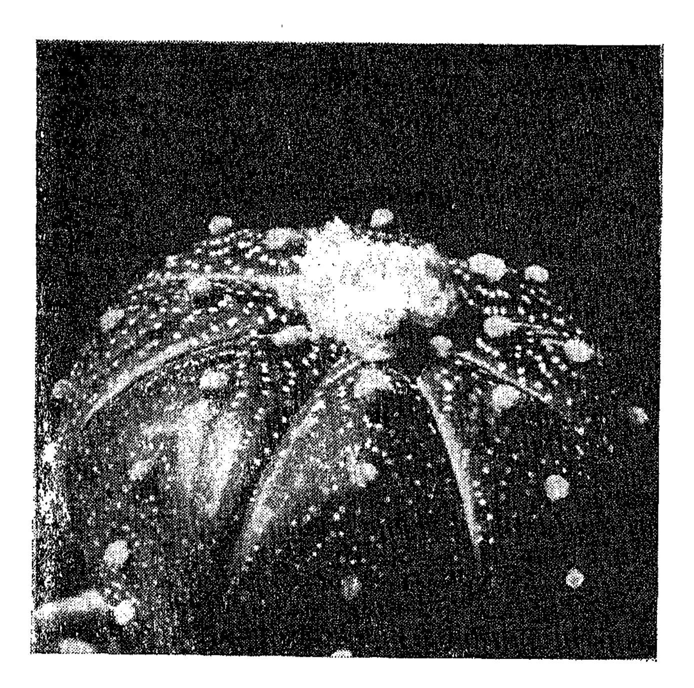


Рис. 191. Астрофитум звездчатый (Astrophytum asterias).

ного (Cereus azureus) 380, у *опунции пятнисто-колючковой* (Opuntia maculacantha) — 350. Относительно большое число устьиц по сравнению с мезофильными растениями (в среднем до 300 на 1 мм²), видимо, объясняется необходимостью обеспечения кислородом толстых слоев основной ткани.

Форма и размеры стеблей у кактусов весьма разнообразны. От гигантских колонновидных растений типа *карнегии гигантской* (Carnegiea gigantea) и *лемероцереуса Турбера* (Lemaireocereus thurberi, табл. 53), достигающих в высоту 10—12 м, до небольших, величиной 2—5 см, шаровидных форм *блоссфельдии крошечной* (Blossfeldia liliputana) и *мамиллярии Терезы* (Mammillaria theresae); от многоребериых кактусов, таких, как *эхинофоссулокактус многореберный* (Echinofossulocactus multicostatus), до 3—4-реберных форм типа *гилоцереуса трехреберного* (Hylocereus triangularis) и *дендроцереуса ночецветного* (Dendrocereus nudiflorus); от обильно ветвящихся до неветвящихся форм, таких, как *цефалоцереус «троянская колонна»* (Cephalocereus columna-trajani) и *цефалоцереус старческий* (Cephalocereus senilis); от прямостоячих наземных кактусов до стелющихся и эпифитных форм — таков диапазон биоморф у кактусов. Идеальной формой стебля для жизни в пустынях является форма шара. В этом случае наибольшему объему соответствует наименьшая поверхность испарения. Нередко стебли кактусов разрастаются уродливо, образуя гребенчатые или кристатные (от лат. crista — гребешок) формы. Такие гребенчатые формы известны для 60 родов. Причины их возникновения полностью не выяснены.

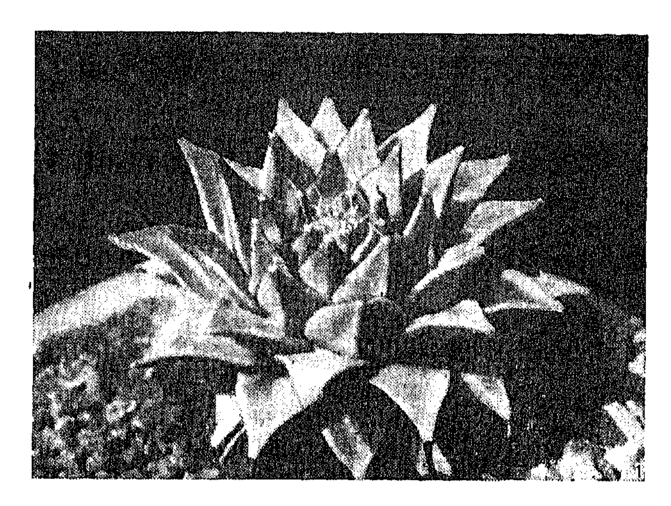
Другая форма уродливости (монстрозности)— так называемые скалистые кактусы, возникающие в результате неправильного роста боковых побегов, одни из которых становятся длинными, а другие остаются короткими.

Стебель кактусов несет особые, характерные только для семейства кактусовых органы — так называемые а р е о л ы (от лат. areola — площадка). Ареолы — небольшие ограниченные участки, где развиваются колючки, волоски, цветки, плоды, боковые побеги — детки. Морфологически это видоизмененные пазушные или боковые почки, которые остаются жизнедеятельными в течение всего времени существования кактуса. У некоторых видов, относящихся к группе так называемых сосочковидных кактусов (мамилляриевые), точка роста ареолы разделяется на ранних стадиях развития на две. В этом случае в одной части ареолы, находящейся на вершине сосочка, развиваются колючки, а в другой, расположенной в пазухах сосочка,— вегетативные побеги и цветки.

Колючки кактусов, как мы уже отметили выше, имеют листовое происхождение и являются видоизмененными почечными чешуями. Об этом свидетельствует нахождение промежуточных форм между колючкой и листом, захождение в колючки сосудистых пучков, образование колючек из тех же тканей, что и листья, случаи нахождения в колючках хлорофилла. По форме колючки исключительно разнообразны. Они могут быть округлыми, уплощенными, «бумаговидными», прямыми или крючковидными, игольчатыми или шиловидными, гладкими или опушенными. Длина их варьирует от 1—2 мм до 25 см. Кроме колючек и волосков, в ареолах у видов подсемейства опунциевых развиваются глохидии — маленькие легко обламывающиеся колючки с микроскопически крючковидными выростами.

Каковы функции колючек? Одной из важнейших функций является способность конденсировать водяные пары из воздуха. Кроме того, колючки защищают кактус от поедания животными и даже от палящих лучей солнца. Колючки на плодах способствуют быстрому распространению и расселению кактусов. Большой интерес представляют нектароносные колючки у *ферокактуса крючковатоиглого* (Ferocactus hamatacanthus), выделяющие сладкий сок.

Цветки кактусов одиночные, редко в кистевидном соцветии (переския), почти всегда сидячие, обоеполые (кроме *мамиллярии двудомной* — Mammillaria dioica), обычно актиноморфные. Для некоторых родов, таких, как *шлюмбергера* (Schlumbergera, табл. 52), *апорокактус* (Aporocactus), *клейстокактус* (Cleistocactus) и *кохемиея* (Cochemiea), характерны зигоморфные цветки. Цветок кактусов, за исключением цветков мамиллярий, имеет хорошо развитую голую или снабженную колючками, щетинками, волосками цветочную трубку. Доли околоцветника, как правило, многочисленные, расположенные спирально и неясно дифференцированы на чашелистики и лепестки: наружные зеленые части околоцветника постепенно переходят во внутренние ярко окрашенные лепестки. Тычинки многочисленные. У карнегии гигантской, например, в одном цветке их насчитывается до 3480. У опунций и некоторых видов *нотокактуса* (Notocactus) они раздражимые. Гинецей из трех или многих плодолистиков, паракарпный, с более или менее сросшимися столбиками; завязь нижняя, редко полунижняя или верхняя. Обычно одновременно в ареоле или пазухе сосочка развивается только один цветок. У рипсалисов, *миртиллокактусов* (Myrtillocactus), *лофоцереусов* (Lophocereus), *неораймондий* (Neoraimondia) и *неопортерий* (Neoporteria) их может быть 2—3 и даже 5—6. У большинства кактусов



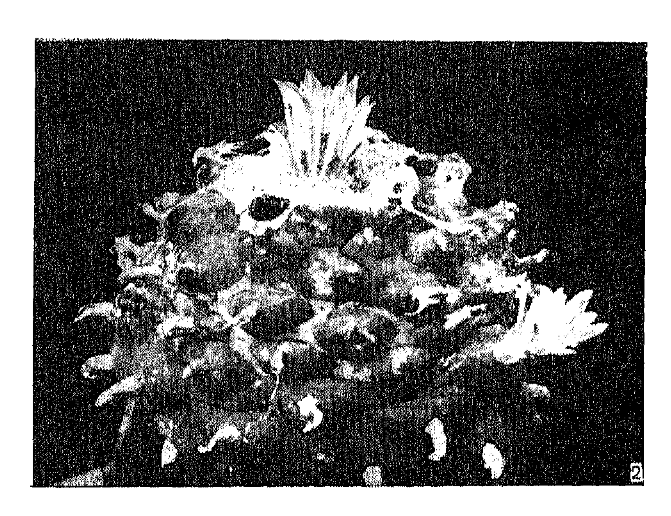


Рис. 192. Кактусовые:

1 — обрегония Де Негри (Obregonia denegrii); *2* — лофофора Уильямса (Lophophora williamsii).

цветки появляются на верху стебля и реже в средней и нижней части. У мелокактусов цветки возникают на специализированном органе — цефалии, представляющем собой плотное войлочное образование на вершине стебля. Он появляется к моменту, когда растение переходит в генеративную фазу развития. В это время точка роста стебля делится таким образом, что вместо ребер образуются многочисленные сосочки с ареолами, густо покрытыми волосками и щетинками. Так называемым ложным цефалием (псевдоцефалием) обладает, например, *цефалоцереус Сарториуса* (Cephalocereus sartorianus) и виды *борзикактуса* (Borzicactus). У псевдоцефалия положение ребер не изменяется, но к моменту цветения ареолы развивают большое число длинных волосков и щетинок. Возникающая «голова» внешне напоминает настоящий цефалий.

По размерам цветки кактусовых очень разнообразны: самые крупные, длиной до 24 см, у *селеницереуса крупноцветкового* (Selenicereus grandiflorus) и *гилоцереуса многокорешкового* (Hylocereus polyrhizus), а самые мелкие — у *эпителант* (Epithelantha) и блоссфельдий. Окраска цветков бывает разная (табл. 54): белая, розовая (*пелецифора ложногребневидная* — Pelecyphora pseudopectinata), всех оттенков красная (*нотокактус Хазельберга* — Notocactus haselbergii), желтая (*пародия золотоколючник* — Parodia chrysacanthion), коричневая. Продолжительность цветения одного цветка от нескольких часов до 12 суток. Опыление цветков производят пчелы, шмели, жуки, мухи, муравьи. У таких кактусов, как *цилиндропунция цилиндрическая* (Cylindropuntia cylindrica), *цилиндропунция черепитчатая* (C. imbricata), *опунция Линдхеймера* (Opuntia lindheimeri), *трихоцереус пасаканский* (Trichocereus pasacana), *трихоцереус прибрежный* (Trichocereus littoralis) и некоторые другие, цветки опыляют птицы. К числу растений, опыляемых колибри, относятся *нопалея кошениленосная* (Nopalea cochenillifera), карнегия гигантская, *эспостоя шерстистая* (Espostoa lanata) и др. Цветки цефалоцереусов, *пахицереусов* (Pachycereus) и некоторых других кактусов опыляются летучими мышами из рода глоссофага. Наконец, у видов рода *фрайлея* (Frailea) цветки большей частью клейстогамные и самоопыляющиеся.

Большая группа кактусов цветет ночью. Особенно знаменита «царица ночи» — селеницереус крупноцветковый. Белые цветки этого растения раскрываются с наступлением темноты, а утром с первыми лучами солнца они увядают.

Цветок кактусов, как и побег, часто снабжен ареолами и колючками. Это особенно ярко проявляется у опунций и *вилькоксий* (Wilcoxia, табл. 52). Завязь цветка опунций несет много ареол с рудиментарными листьями и колючками, а у вилькоксий стебель постепенно переходит в цветок, так что трудно различить между ними границу (табл. 52).

Плоды кактусов ягодообразные, у многих видов съедобные, длиной от 1 до 10 см. Согласно классификации австрийского ботаника Ф. Буксбаума, их можно разделить на сочные, полусочные и сухие. В свою очередь, эти типы дробятся еще на целый ряд категорий. Так, сочные плоды могут быть нераскрывающимися (мамиллярия, рипсалис, миртиллокактус, табл. 54), растрескивающимися (эпифиллум, гилоцереус, цефалоцереус), ослизняющимися, как, например, у *гимнокалициума обнаженного* (Gymnocalycium denudatum). Благодаря сочным и липким семяножкам семена прилипают к телу насекомых, птиц и других животных. У кактусов, имеющих сухие плоды, распространению семян способствуют многочисленные щетинки, волоски, колючки, с помощью которых плоды легко прикрепляются к телу животного. Сухие плоды пахицереуса и *фрайлеи карликовой* (Frailea pumila) распадаются на части, и семена высыпаются на землю.

Внешний вид плода, как правило, соответствует форме завязи, но у некоторых кактусов, например у *корриокактуса* (Corryocactus), в процессе дозревания плода ареолы, будучи голыми на завязи, начинают интенсивно образовывать колючки, волоски, в результате чего плод становится колючим. Особенно ярко это выражено у *пахицереуса «гребень туземцев»* (Pachycereus pecten-aboriginum), плоды которого местные жители используют даже в качестве щеток и гребней.

У пересктй и опунций ареолы, расположенные на завязи, нередко прорастают, образуя новые дочерние цветки, а затем и плоды. Это явление носит название п р о л и ф е р а ц и и. Но удивительно то, что такие «отпрысковые» плоды не содержат семян и служат только для вегетативного размножения, подобно черенкам. Особенно ярко это явление выступает у *цилиндропунции пролиферирующей* (Cylindropuntia prolifera) и *цилиндропунции сверкающей* (C. fulgida).

Семена кактусов (за исключением опунций) одеты тонкой хрупкой оболочкой. В одном плоде их может быть от 1—3 (пелецифора) до 1500 (Espostoa blossfeldiorum). Самые мелкие семена — длиной 0,3—1 мм у *пародий* (Parodia), блоссфельдий и *стромбокактуса* (Strombocactus); самые крупные — длиной 3—5 мм, у пересклй и опунций. Прорастание семян в оранжерейных условиях наступает на 3—10-й день. У эпифитных представителей (эпифиллум), а также у *хаагеоцереуса чосикского* (Haageocereus chosicensis) и *пфейфферы прямой* (Pfeiffera erecta) они прорастают в плоде. Всхожесть семян сохраняется от года до 7—9 лет. Известен даже случай, когда семена *ариокарпуса трещиноватого* (Ariocarpus fissuratus) проросли через 30 лет!

Необходимо отметить еще одну характерную биологическую особенность кактусовых — крайне медленный их рост. На родине высота 20—30-летней карнегии гигантской не более 1 м, т. е. в среднем годовой прирост составляет 2—3 см. У шаровидных форм кактусов медленный рост в длину отчасти компенсируется ростом в толщину. Например, *эхинокактус огромный* (Echinocactus ingens) в 500-летнем возрасте достигает в высоту 1,5 м при диаметре 1,25 м. Медленные темпы роста сохраняются и при выращивании кактусов в оранжерейных

условиях. Например, 70-летний *эхинокактус Грузона* (E. grusonii) имеет высоту 40 см при диаметре 20 см. Средний прирост за год составляет при этом 5 мм.

Кактусовые принадлежат к чисто американским семействам. Правда, в Старом Свете — в тропических лесах Африки, на островах Мадагаскар, Шри-Ланка и на Маскаренских островах — встречаются некоторые виды рипсалиса. Но предполагается, что они были когда-то завезены туда человеком и натурализовались. Кактусовые распространены на Американском континенте крайне неравномерно. Если во влажных дождевых лесах Центральной Америки и в бассейне реки Амазонки кактусы почти полностью отсутствуют, то в Мексике и горных пустынях Перу, Чили, Аргентины и Боливии они представлены огромным разнообразием форм. Дальше всех на север и юг — от степной зоны Канады до Магелланова пролива — распространены представители подсемейства опунциевых. Далеко за пределы своей родины продвинулись опунции. Завезенные человеком ради вкусных плодов или как экзотические растения, они натурализовались в Испании, на юге Италии и Франции, в Индии и Австралии. На территории Советского Союза одичавшая *опунция распростертая* (Opuntia humifusa) встречается на Южном берегу Крыма в окрестностях Судака и Ялты. Опунция распростертая и некоторые другие виды опунций выдерживают кратковременные морозы до —10 °С.

Большинство кактусов приспособлено к жизни в пустынях. Для всех типов пустынь общим является крайне незначительное количество осадков (не более 300 мм в год). Однако каждая из них имеет и свои особенности. Так, прибрежные пустыни, протянувшиеся вдоль побережья Тихого океана, характеризуются образованием зимних туманов (гаруа), выпадающих в виде тонкой моросящей пыли, вызывающей лишь поверхностное увлажнение почвы.

Скалистые пустыни Анд (от 700 до 3000 м над уровнем моря) отличаются очень высокой температурой и сухостью воздуха. В течение многих месяцев практически единственной влагой является роса. На склонах гор, в трещинах скал под палящими лучами солнца характерный ландшафт создают кактусы из родов эспостоя, мелокактус, *браунингия* (Browningia) и многих других. Для высокогорных пустынь Анд, расположенных на высоте 3000—4000 м над уровнем моря, характерны резкие контрасты температуры дня и ночи. Суточные колебания температуры воздуха составляют 20 °, а на поверхности почвы достигают 45 ° (днем +38 °С, ночью — 7 °С). Нередко в этих пустынях выпадает такой сильный снегопад, что растения сплошь покрываются снегом. Растущие здесь виды борзикактуса, *ороя* (Oroya), опунции и другие, как правило, невысокие кактусы, многие образуют подушковидные формы.

В Северной Америке кактусы произрастают в полынных, креозотовых и высокогорных пустынях Мексиканского нагорья.

Очень своеобразна и колоритна пустыня Сонора, расположенная на юго-западе США и в северо-западной части Мексики. Здесь не бывает заморозков. На фоне голубого неба на раскаленной от солнца почве целые «леса» образуют лемероцереус Турбера, или «кактус-орга́н», названный так за мощные боковые ветви, поднимающиеся, как трубы орга́на, высоко вверх (табл. 53), и карнегия гигантская — 10—12-метровый колонновидный гигант, доживающий до 200-летнего возраста. Огромные, толщиной до 70 см, канделябровидные ветви карнегии, как гигантские свечи, видны издалека. Вместе с карнегией растет *ферокактус Вислицена* (Ferocactus wislizenii), за свою толщину получивший название «кактус-бочонок», и многие другие.

Кроме пустынь, кактусы распространены достаточно широко в сухих колючих редколесьях — каатингах и саваннах. Вместе со злаками, бромелиевыми, сложноцветными, часто под пологом акаций встречаются цереусы, опунции и перескии.

Кактусы можно встретить и в тропических вечнозеленых лесах бассейна реки Амазонки. Они не похожи на своих колючих «родственников» из пустынь Аргентины или Перу. Как правило, стебли этих кактусов без колючек, многие имеют листовидную форму и поселяются эпифитно на ветвях деревьев.

Наконец, следует отметить наличие кактусов, в частности опунций, в мангровых зарослях на морских тропических побережьях, периодически затопляемых водой.

Начиная с конца XVIII в. появляются первые работы по систематике кактусов. Исследования по систематике кактусов затруднены целым рядом обстоятельств: во-первых, из-за большой изменчивости их в природе, в результате которой в сравнительно короткий срок возникают мутанты, нередко описываемые за новые виды; во-вторых, из-за легкости межвидовой и межродовой гибридизации; в-третьих, часто из-за отсутствия гербарного материала. Вот почему в современных системах мы находим такие противоречивые данные о числе родов у кактусов: Ф. Буксбаум (1958) — 160 родов, К. Бакеберг (1958) — 225 родов, Г. Бухгейм (1964)— 170(220) родов, Дэвид Хант (1967)—84 рода. Что касается числа видов, то

у разных авторов оно колеблется от 800 до 2000. Многочисленные системы едины лишь в разграничении крупных таксонов, а именно: в делении семейства на три подсемейства: перескиевые (Pereskioideae), опунциевые (Opuntioideae) и кактусовые (Cactoideae), которые Хант рассматривает, однако, как трибы.

К подсемейству перескиевых относятся деревья, кустарники, кустарнички подушковидной формы, иногда лианы со слабо суккулентными стеблями и нормально развитыми широкими листьями. Исключение составляет род *майуэния* (Maihuenia), для которого характерны сильно суккулентные стебли и мелкие цилиндрические или яйцевидные листья. Цветки в кистевидном соцветии, реже одиночные, на цветоножке, иногда сидячие, часто пролиферирующие, белые, розовые, темно-красные, желтые или оранжевые. Завязь полунижняя или нижняя. Семена с тонкой хрупкой черной оболочкой. Включает два рода: перескию и майуэнию. Иногда выделяют в качестве самостоятельного рода *родокактус* (Rhodocactus), который отличается от перескии нижней завязью. Перескиевые распространены в тропических областях Мексики, Вест-Индии, Южной Америки, в саваннах и колючих кустарниковых зарослях.

К подсемейству опунциевых относятся прямостоячие, стелющиеся кустарники или кустарнички, часто подушковидной формы (тефрокактус), с сочными членистыми стеблями цилиндрической, шаровидной или дисковидной формы. Листья мелкие, сочные, шиловидные, рано опадающие. Цветки одиночные, сидячие, нередко с пролиферирующим цветоложем, желтые, оранжевые, редко белые. Завязь нижняя. Семена с твердой оболочкой и белым, очень твердым присемянником. Подсемейство включает менее 10 родов и около 350 видов. Распространены опунциевые широко по всей Америке (исключая влажные тропические области) от 56 ° северной широты до 54 ° южной широты. По форме стеблей опунциевые делят на три группы: 1) растения с плоскими стеблями (опунция, *бразилиопунция* — Brasiliopuntia, *консолея* — Consolea, нопалея); 2) растения с цилиндрическими стеблями (цилиндропунция, *птерокактус* — Pterocactus и др.); 3) растения с шаровидными стеблями (некоторые виды опунций).

К подсемейству кактусовых относятся кактусы различного габитуса: древовидные, кустарниковидные и многолетние травянистые формы. Некоторые виды растут как эпифиты или лианы во влажных тропических лесах. Характерно отсутствие листьев и глохидий. Цветки одиночные, сидячие, с нижней завязью. Семена с хрупкой оболочкой, коричневые или черные, с присемянником. Распространены на Американском континенте от 52 ° северной широты (Канада) через США, Мексику, Центральную Америку до 46 ° южной широты (Южная Америка). В подсемействе кактусовых наибольшее число родов.

Согласно системе К. Бакеберга, подсемейство делится на две большие трибы. Тропические лесные кактусы — гилоцереусовые (Hylocereae) — включают роды рипсалис, гилоцереус, эпифиллум, шлюмбергера, селеницереус, *гелиоцереус* (Heliocereus), *дизокактус* (Disocactus) и др. Вторая триба — кактусовые (Cacteae) — самая обширная, включает большинство родов подсемейства. Назовем здесь лишь некоторые из них: цереус, трихоцереус, *арматоцереус* (Armatocereus), борзикактус, ферокактус, эхинокактус, мамиллярия, гимнокалициум, мелокактус, пародия и многие другие.

С кактусами тесно связана вся история Мексики. Одни из них приносят пользу, другие — вред, третьим приписывались магические свойства. Особое значение имеет опунция, изображение которой входит в национальный герб этой страны. Старое предание повествует о том, как ацтеки, уставшие от скитаний по горам, однажды остановились на берегу озера Тескоко. На небольшом островке они увидели сидящего на опунции орла, разрывающего змею. Это было хорошим предзнаменованием, и племена основали здесь город Теночтитлан («место священной опунции»), где сейчас расположена столица Мексики город Мехико.

Кисло-сладкие плоды «нокстли», так ацтеки называли опунцию, употребляют в пищу в свежем, сушеном или вареном виде, предварительно удалив с кожицы мелкие тонкие колючки. Сок, получаемый из плодов, используют для приготовления сиропов, желе, а также в качестве пищевого красителя в кондитерской промышленности. Сбраживая сок, получают напиток «колинке». Съедобными являются плоды большинства эхиноцереусов и миртиллокактусов. Стебли многих видов цереусов используются для производства легкой мебели, оконных рам, дверей, а также в качестве живых изгородей. В начале XIX в. во многих странах был широко распространен кошенильный кактус — нопалея кошенилевосная, на которой в огромном количестве размножалась тля кошениль (Dactylopius cacti). Из высушенных насекомых получали прекрасную алую краску для сукон, шелка, а также пищевой краситель для масла и сыра.

С давних пор кактусы используют в качестве лекарственных растений. Мочегонным действием обладают плоды многих опунций, сок стебля селеницереусов использовали для лечения ревматизма, а спиртовой или водный

экстракт лепестков и стеблей «царицы ночи» и в настоящее время применяют в медицине («золотые капли») для лечения гипотонии и других сердечно-сосудистых заболеваний.

Большой интерес для дальнейшего изучения представляет *лофофора Уильямса* (Lophophora williamsii, рис. 192), содержащая алкалоиды мескалин, пейотин и лофофорин, вызывающие зрительные и звуковые галлюцинации. Ацтеки использовали лофофору («пейоте») в ритуальных обрядах. Интересны также поиски создания безглохидиевых форм опунций в качестве сочного корма для скота. Наконец, необходимо отметить большое эстетическое значение кактусов, которые как у себя на родине, так и далеко за ее пределами снискали заслуженную любовь в качестве комнатных и оранжерейных растений.

СЕМЕЙСТВО ПОРТУЛАКОВЫЕ (PORTULACACEAE)

В семействе портулаковых насчитывается около 20 родов и более 500 видов, распространенных по всей Земле, но главным образом в теплых сухих областях, причем особенно много представителей этого семейства встречается на западе Северной и Южной Америки.

Портулаковые — преимущественно небольшие однолетние или многолетние травы, реже низкие полукустарники или кустарники. Листья у них цельные, очередные или супротивные, часто толстые и сочные, обычно с пленчатыми прилистниками, реже без них, иногда прилистники в виде пучка волосков. Цветки большей частью мелкие, невзрачные, обоеполые, актиноморфные, редко слегка зигоморфные; чаще всего они собраны в различные соцветия, реже одиночные. Околоцветник из 4—5, реже из большего или меньшего числа лепестковидных чашелистиков. Цветки обычно окружены двумя, иногда пятью или бо́льшим числом приближенных к ним прицветничков, свободных или сросшихся в основании. Прицветнички внешне сходны с чашелистиками и часто ошибочно принимаются за них. Тычинок по числу чашелистиков или в 2—4 раза больше, редко меньше. Гинецей из 2—8 плодолистиков со свободными или сросшимися столбиками. Завязь большей частью верхняя, одногнездная, с одним — многими семязачатками. Плод — коробочка, раскрывающаяся поперечной трещиной (у *портулака* — Portulaca, *льюисии* — Lewisia, *калиптротеки* — Caliptrotheca) или продольными створками (у *каландринии* — Calandrinia, *клейтонии* — Claytonia, *монтии* — Montia и др.); очень редко плод — орех (у *портулакарии* — Portulacaria). Семена с более или менее согнутым зародышем и мучнистым периспермом.

Время цветения цветка у портулаковых обычно очень короткое: нередко один цветок бывает открыт только 4—10 ч, например, у видов портулака и каландринии, а у видов рода *анакампсерос* (Anacampseros) цветение часто продолжается всего 2—4 ч. Почти все портулаковые энтомофилы и опыляются мухами, пчелами и другими насекомыми. Иногда, например у монтии, в пасмурную погоду цветки не раскрываются и происходит самоопыление.

Семена многих портулаковых, например портулаков, распространяются ветром, но растения из некоторых родов (монтия, клейтония, анакампсерос, каландриния) сами разбрасывают семена вследствие резкого растрескивания коробочки.

Роль портулаковых в растительном покрове и в жизни человека невелика. Некоторые виды используются как пищевые, кормовые, лекарственные или декоративные растения, другие известны как сорные и рудеральные.

В настоящее время в семействе портулаковых выделяют 6 триб: портулаковые (Portulaceae), портулакариевые (Portulacarieae), льюисиевые (Lewisieae), каландриниевые (Calandrinieae), талиновые (Talineae), монтиевые (Montieae).

В трибе портулаковых, характеризующейся нижней и полунижней завязью, всего один, но зато самый известный род семейства — портулак, число видов в котором разными систематиками оценивается весьма различно, обычно свыше 100, иногда до 200. Это стелющиеся мясистые травы, произрастающие в основном в тропиках и субтропиках обоих полушарий. *Портулак огородный* (Portulaca oleracea) — однолетник, имеющий мелкие желтые цветки с 8—15 тычинками и 3—6 раздельными столбиками. Происходит из тропиков Старого Света, проник в теплоумеренные области, став очень широко распространенным сорняком. Это растение употребляется в пищу как овощ, используется для приготовления салатов и супов, нередко маринуется, иногда культивируется (P. oleracea subsp. sativa). Портулак огородный известен и как лекарственное растение. Он служит также кормом для страусов и свиней. В тропиках Старого Света как сорняк и как пищевое и лекарственное растение известен также *портулак четырехраздельный* (P. quadrifida). *Портулак крупноцветковый* (P. grandiflora), родом из Южной Америки, часто культивируют как декоративное растение, большей частью на откосах и каменистых участках; имеются сорта с крупными, нередко махровыми цветками разной окраски (красные, желтые и др.), но без запаха.

Рис. 193. Льюисия воскресающая (Lewisia rediviva): *1* — цветущее растение; *2* — гинецей.

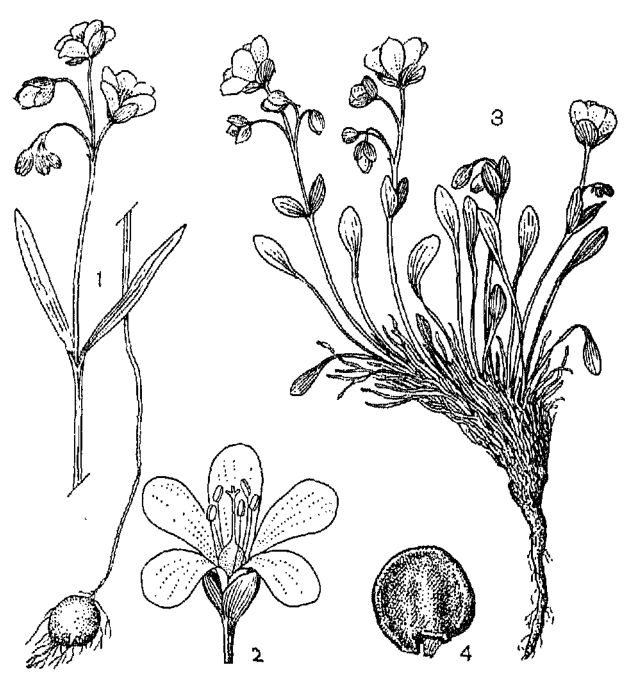


Рис. 194. Портулаковые.

Клейтония клубневая (Claytonia tuberosa): *1* — цветущее растение с клубнем; *2* — цветок. Клейтония арктическая (C. arctica): *3* — цветущее растение с корневищем; *4* — семя.

В Южной Африке растет *портулакария афра* (Portulacaria afra, табл. 55), относящаяся к трибе портулакариевых. Это очень низкое деревце, высотой всего до 3,5 м, с обратнояйцевидными, мясистыми, супротивными листьями и мелкими розовыми цветками в гроздьевидных соцветиях. Портулакарию афру поедает домашний скот и дикие животные, она является ценным пасечным растением. Другие два рода трибы, содержащие по 4 вида, растут в Южной Африке (*церария* — Ceraria) и Чили (*филиппиамра* — Philippiamra).

На западе Северной Америки растут виды рода льюисия из трибы льюисиевых, отличающейся завязью с многочисленными (более 6) семязачатками. Многолетние травянистые виды имеют мясистые линейные листья и довольно крупные белые, розовые или красноватые цветки. Один из видов — *льюисию воскресающую* (Lewisia rediviva) — называют калифорнийским воскресающим растением за удивительную способность переносить даже многократное высушивание и каждый раз вновь оживать (рис. 193). Известны случаи, когда растения, пролежавшие в гербарии полтора-два года и помещенные в воду, распускали свежие листья и зацветали. С давних пор мясистые корни этого растения индейцы варили и употребляли в пищу. Некоторые виды льюисии весьма декоративны, и их гибриды и выведенные сорта встречаются в садах субтропических стран на каменистых участках чаще других портулаковых.

Крупнейший род семейства портулаковых каландриния из трибы каландриниевых насчитывает полторы сотни видов, произрастающих преимущественно в Андах и в Австралии. Это однолетние и многолетние травы и полукустарники. Несколько видов, например *каландриния зонтичная* (Calandrinia umbellata) из Перу и Чили с темно-красными или пурпурно-фиолетовыми многоцветковыми соцветиями, известны как декоративные растения для каменистых садов и бордюров на сухих местах.

Около 70 видов рода анакампсерос из трибы талиновых родом из Южной Африки и только один вид растет в Австралии. Это преимущественно низкие суккулентные кустарнички с белыми, розовыми и красными цветками и большей частью черепитчато расположенными листьями с хорошо заметными, перепончатыми прилистниками. Многие виды приобрели защитную окраску, под цвет почвы, что, несомненно, иногда предохраняет их от поедания травоядными животными. Анакампсеросы обычны в оранжереях, в коллекциях суккулентов.

Широко распространен в тропиках и субтропиках род *талинум* (Talinum), насчитывающий около 50 видов голых суккулентных трав

и полукустарников, распространенных в Америке, Африке и Азии. Во многих странах Африки растет *талинум кафрский* (T. caffrum), который используют местные жители в пищу (овощ) и как лекарственное растение. Его поедает также мелкий скот и страусы. Некоторые виды талинума выращивают как декоративные растения в комнатах и теплицах. В тропиках Азии и Африки в качестве овощных растений культивируют *талинум треугольный*, или «шпинат цейлонский» (T. triangulare), и *талинум клинолистный*, или «шпинат филиппинский» (T. cuneifolium).

Близко родственные роды клейтония и монтия из трибы монтиевых, в отличие от других портулаковых, лишены прилистников, а плод у них сужен в основании. Многие виды этих родов растут в странах с умеренным и даже холодным климатом.

Виды клейтонии (более 30 видов) — суккулентные многолетние травы с утолщенным корневищем, иногда с клубнем (рис. 194), большей частью с многочисленными низовыми (прикорневыми) листьями, стеблем без листьев, но с двумя, реже с одним или тремя прицветниками, обычно листовидными и супротивно расположенными. Цветки клейтоний белые, розовые или желтоватые, с 5 тычинками, а плод — трех- или шестисемянная коробочка, раскрывающаяся створками. Клейтонии произрастают в основном в американской и азиатской Арктике и Субарктике, где растут в тундре и гольцовом поясе гор, на скалах и каменистых склонах, а также на морском побережье. В альпийском поясе гор они проникли на юг до Алтая и Саян. Клубни *клейтонии клубневой* (Claytonia tuberosa), растущей в тундрах севера Восточной Сибири, Дальнего Востока и Аляски (рис. 194), употребляют в пищу. Центральноамериканская *клейтония пронзеннолистная* (C. perfoliata), или «шпинат кубинский», растет в тропиках; она культивируется в Африке и Бразилии как раннее салатное и шпинатное растение.

Род монтия, насчитывающий около 15 видов, живет во всех умеренных областях и в горах стран тропического пояса. Больше всего видов на западе Северной Америки. Монтии — тонкостебельные и низкие однолетние и многолетние травы с мелкими супротивными листьями. Цветки белые или розовато-красные, с тремя тычинками, в небольших соцветиях. Плоды — трехсемянные трехстворчатые коробочки. Растут монтии главным образом по берегам и отмелям рек, встречаются на болотах, заболоченных лугах, заливаемых полях. *Монтия блестящесемянная* (Montia lamprosperma) заходит в Арктику. Некоторые виды монтий употребляют в пищу.

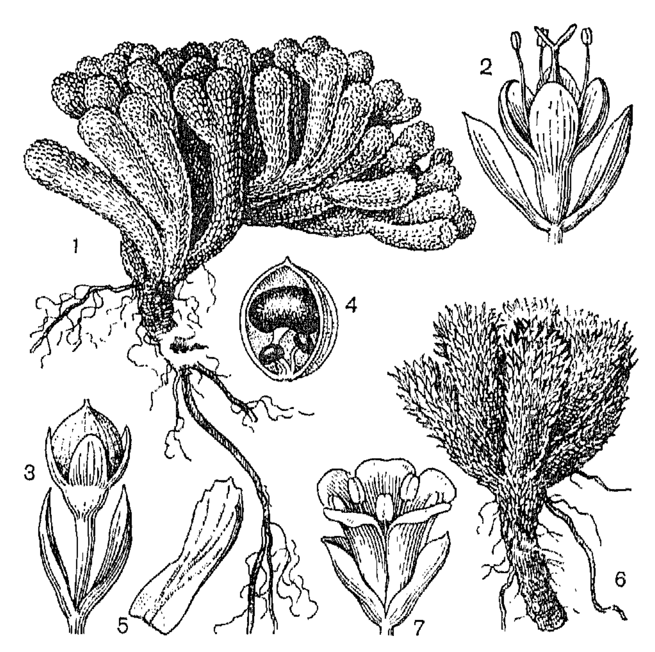


Рис. 195. Гектorелловые.

Лайаллия кергеленская (Lyallia kerguelensis): *1* — общий вид растения; *2* — цветок; *3* — плод; *4* — продольный разрез плода; *5* — лист. Гекторелла дернистая (Hectorella caespitosa): *6* — общий вид растения; *7* — цветок.

СЕМЕЙСТВО ГЕКТОРЕЛЛОВЫЕ (HECTORELLACEAE)

В семействе гекторелловых всего 2 монотипных рода, имеющих очень маленькие ареалы в южном полушарии: род *гекторелла* (Hectorella) произрастает на юге острова Южный в Новой Зеландии, род *лайаллия* (Lyallia) — на архипелаге Кергелен.

Гекторелла дернистая (Hectorella caespitosa, рис. 195) и *лайаллия кергеленская* (Lyallia kerguelensis, рис. 195) хорошо приспособлены к жизни в очень холодном климате. Эти низкорослые многолетние растения, очень похожие на мох, образуют плотные подушки, не продуваемые сильными ветрами сороковых широт, прозванных моряками «ревущими сороковыми». Листья у гекторелловых мелкие, очередные, густо черепитчато налегающие друг на друга, кожистые, цельные, без прилистников. Цветки всегда одиночные, в пазухах листьев, мелкие, на одном и том же растении однополые и обоеполые, безлепестные, с чашечкой и двумя прилегающими зелеными мясистыми прицветничками, часто принимаемыми за чашелистики. Чашелистиков 4—5, иногда 6, свободных или слегка сросшихся, перепончатых. Тычинок 3 или 5. Гинецей лизикарпный, обычно из двух плодолистиков, с простым, чаще всего двулопастным столбиком и центральной колонкой, несущей 4—7 семя-

зачатков. Плод — коробочка. Семена шаровидные или почковидно-шаровидные, с согнутым вокруг перисперма зародышем.

Гекторелла дернистая растет в альпийском поясе, где поднимается до высоты 2300 м над уровнем моря. Она образует почти полушаровидные подушки, достигающие иногда 2 м в поперечнике. В цветке гектореллы 5 тычинок.

Лайаллия кергеленская растет на каменистых пустошах на высоте 100—300 м над уровнем моря, в поясе «ветровой пустыни». В цветке 3 тычинки. Предполагают, что лайаллия — самоопылитель, но может опыляться и ветром. На архипелаге Кергелен, значительно удаленном от материков, насчитывается всего 30 местных видов, но много заносных. Лайаллия кергеленская, по-видимому, является реликтом третичной кергеленской флоры; во всяком случае, анализ ископаемой пыльцы показал, что она росла здесь уже более 10 000 лет назад.

СЕМЕЙСТВО БАЗЕЛЛОВЫЕ (BASELLACEAE)

Семейство базелловых включает 4 рода с 15—20 видами, распространенными преимущественно в Южной и Центральной Америке (особенно в Андах). Наибольший ареал у рода *базелла* (Basella), 2 вида которого произрастают в тропической Африке, 3 вида — на Мадагаскаре, шестой (пантропический вид) встречается в тропиках обоих полушарий.

Рис. 196. Базелловые.

Базелла белая (Basella alba): *1* — побег с цветками и плодами; *2* — цветок; *3* — цветок с развернутым околоцветником; *4* — плод; *5* — семя; *6* — семя в разрезе. Уллюко (Ullucus tuberosus): *7* — побег с цветками; *8* — цветок; *9* — клубни. Анредера лазящая (Anredera scandens): *10* — цветок с разделенными прицветничками; *11* — цветок в разрезе.

Базелловые — вьющиеся против часовой стрелки многолетние травы с одногодичными побегами и многолетними корневищами, часто клубневидными или несущими ветви с клубнями. Характерно наличие в побегах биколлатеральных проводящих пучков (интраксилярная флоэма). Листья у всех видов очередные, цельные, без прилистников, обычно мясистые, содержат слизистые клетки. Цветки в верхушечных или пазушных метелках, кистях или колосьях, мелкие, большей частью обоеполые, актиноморфные, безлепестные, с чашечкой из 5 часто окрашенных и более или менее сросшихся чашелистиков и с двумя прицветничками, обычно образующими под чашечкой покрывало, создающее иногда видимость двойного околоцветника. Тычинок 5. Гинецей лизикарпный, из 3 плодолистиков, с частично сросшимися столбиками; завязь с одним базальным семязачатком на короткой ножке. Плод — ягода или костянка, окруженная остающейся чашечкой, часто мясистой. Семена с кольцевым или спиральным зародышем вокруг мучнистого перисперма.

Семейство подразделяется на 2 трибы: базелловых (Baselleae) и анредеровых (Anredereae). У представителей трибы базелловых тычиночные нити прямые (рис. 196). Сюда относятся род базелла, насчитывающий 6 видов, с сидячими нераскрывающимися цветками в колосовидных соцветиях, монотипный колумбийский род *турнония* (Tournonia) с цветками на цветоножках, собранными в кисти или слабоветвистые метелки, и монотипный род *уллюко* (Ullucus), цветки которого имеют чашечку из длинных, хвостатых на верхушке долей (рис. 196).

В роде базелла наиболее известна пантропическая *базелла белая* (Basella alba, рис. 196), называемая также малабарским шпинатом. Это небольшое травянистое растение культивируется во многих тропических и субтропических странах, причем на Кубе и в Южной Америке оно даже одичало. Листья и побеги базеллы белой, сохраняющиеся свежими (благодаря содержанию в них слизи) в течение нескольких недель, используют как шпинат и для приготовления супа, а настой из листьев служит напитком. В народной медицине это растение используют как легкое слабительное и для освежения ран и размягчения нарывов.

В Андах Южной Америки до высоты 3800 м над уровнем моря растет *уллюко*, или *базелла клубневая* (Ullucus tuberosus),— растение со стелющимися, иногда слегка вьющимися побегами. Похожие на картофель клубни издав-

на являются важным продуктом питания для жителей высокогорной Колумбии, Перу и Боливии (рис. 196). Они очень богаты крахмалом, но содержат также слизь и менее вкусны, чем картофель. Клубни сохраняются свежими только около двух месяцев, поэтому их сначала замораживают, а затем выжимают из них воду. Получается продукт чуньо, который долго хранится. Клубни уллюко были найдены уже в древних перуанских могилах.

У представителей трибы анредеровых тычиночные нити изогнуты наружу (рис. 196). В единственном роде *анредера* (Anredera), который в современном понимании включает также *буссенгольцию* (Boussingaultia), насчитывается до 10 видов, распространенных от юга США и Вест-Индии до Аргентины, а также на Галапагосских островах. Листья анредер также съедобны, а очень мелкие клубни, содержащие много слизи и безвкусные, являются дешевым продуктом питания индейцев. Некоторые виды хорошо известны как вьющиеся декоративные растения, используемые для вертикального озеленения, особенно в странах с жарким сухим летом, например в Южной Европе. *Анредера лазящая* (A. scandens), распространенная на территории от Техаса до Перу, — изящная травянистая лиана с крылатыми прицветничками при плодах (рис. 196). В культуре она распространена как декоративное растение.

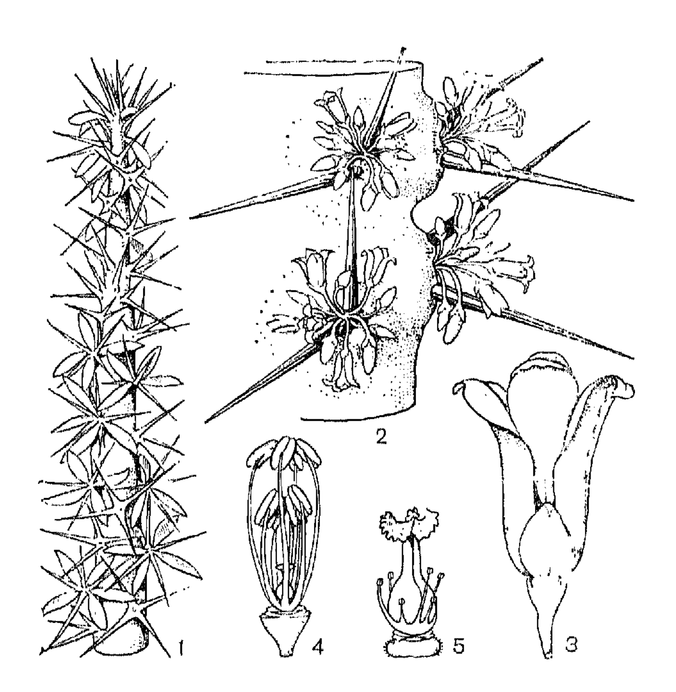


Рис. 197. Дидиерея Тролля (Didierea trollii):
1 — вегетативный побег; *2* — фрагмент цветущей ветки; *3* — цветок; *4* — мужской цветок (околоцветник удален); *5* — женский цветок (околоцветник удален).

СЕМЕЙСТВО ДИДИЕРЕЕВЫЕ (DIDIEREACEAE)

Растения этого семейства столь необычны по габитусу, так напоминают кактусовидные молочаи или кактусы, что долгое время вопрос о принадлежности их к тому или другому порядку цветковых оставался открытым. И лишь в последние десятилетия сравнительно-морфологические исследования, а также данные фитохимии (установление наличия беталаинов) позволили с уверенностью подтвердить мнение Ханса Халлира (1908, 1912) о принадлежности этих растений к порядку гвоздичных. Дидиереевые особенно близки к портулаковым и кактусовым, что доказывается сходством в строении вегетативных органов дидиереевых и примитивных представителей кактусов, а также возможностью прививки первых на перескиопсис (Pereskiopsis) и трихоцереус (Trichocereus).

Дидиереевые — эндемики острова Мадагаскар и встречаются лишь в его южной и юго-западной части. Это или деревья высотой 10—15 м, или кустарники высотой 2—6 м, стволы и ветви которых покрыты шипами. Они растут в ксерофитных лесах или в зарослях колючих кустарников, часто в сообществе с безлистными молочаями на известковых, каменистых или песчаных почвах. Изредка поднимаются в горы на высоту 900—1200 м над уровнем моря.

Для представителей семейства характерно наличие двух типов побегов: длинных с небольшими и быстро опадающими листьями и укороченных. Последние развиваются в пазухах листьев длинных побегов и гомологичны ареолам у кактусов. На молодых длинных побегах хорошо заметны утолщения или бугорки, подобные основаниям листа у опунциевых (кактусовые). На укороченных побегах развиваются единично или группами шипы и листья, при этом листья собраны по два или пучком в числе до 16. К началу засушливого периода (апрель—май) они опадают, и в течение 5 месяцев растение остается без листьев. В это время фотосинтез осуществляется хлорофиллоносными участками стебля.

Цветки дидиереевых собраны в верхоцветные соцветия или группы соцветий, двудомные, за исключением цветков *декарии мадагаскарской* (Decaryia madagascariensis), у которой известна женская двудомность (гинодиэция): на одних растениях цветки обоеполые, на других женские.

У основания каждого цветка дидиереевых имеются два пленчатых прицветничка, обычно принимаемых за чашелистики. Чашелистиков 4, они располагаются в 2 круга, беловатые, желтоватые, зеленоватые, коричневатые, реже карминово-красные, и обычно принимаются за лепестки. Лепестки отсутствуют. В мужских цветках тычинок 8—10 (13), расположенных в 2 круга, их нити слабо опушены и слегка срастаются в основании в кольцо. Они окружают стерильный, рудиментарный гинецей. В женских цветках тычинки превращены в стаминодии. Гинецей синкарпный, состоит из 3(4) плодолистиков. Завязь трехгнездная, но с одним фертильным гнездом, с одним прямым семязачатком. Плод сухой, нераскрывающийся. Семена с согнутым зародышем, без эндосперма или с очень скудным эндоспермом, с маленьким ариллусом.

В семействе 4 рода, 11 видов. Богаче всех представлен род *аллюодия* (Alluaudia, 6 видов). Монотипным родом является *декария* (Decaryia). Из двух видов *дидиерей* (Didierea) интересный габитус имеет *дидиерея Тролля* (D. trollii, рис. 197), у которой в ювенильном возрасте стебли стелются горизонтально и только позднее образуются вертикальные, обильно ветвящиеся ветви. Наличие беталаинов ярко проявляется у *аллюодиопсиса* (Alluaudiopsis). В этом роде имеется единственный в семействе представитель (A. marnieriana) с карминово-красными лепестками.

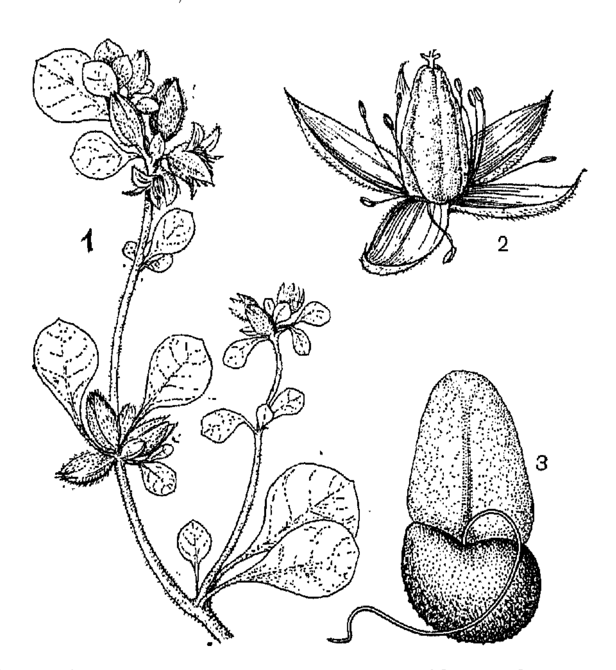


Рис. 198. Глинус лядвенцевидный (Glinus lotoides): 1 — побег с цветками и плодами; 2 — молодой плод; 3 — семя с нитевидными придатками и ариллусом.

СЕМЕЙСТВО МОЛЛЮГИНОВЫЕ (MOLLUGINACEAE)

Моллюгиновые — небольшое семейство с 13 родами, включающими около 100 видов. Семейство особенно богато представлено в Южной Африке, где встречается 11 родов, семь из которых эндемичны только для этого района, другие произрастают шире — два (*корбихония* — Corbichonia и *лимеум* — Limeum) распространены далее на восток до Индии и два (*глинус* — Glinus и *моллюго* — Mollugo) встречаются в тропиках, субтропиках и теплых районах умеренной зоны Старого и Нового Света. В Австралии семейство представлено оригинальным родом *макартурия* (Macarthuria), а в Бразилии — родом *глишротамнус* (Glischrothamnus). В СССР встречаются всего два представителя моллюгиновых — *моллюго маленькая* (Mollugo cerviana) и *глинус лядвенцевидный* (Glinus lotoides, рис. 198). Как правило, растения семейства моллюгиновых растут в засушливых, пустынных местах на песчаных, глинистых или скалистых почвах.

Название рода *моллюго* (Mollugo), давшего имя семейству, происходит от латинского слова mollis, означающего «мягкий», «нежный». Действительно, многие представители семейства имеют очень нежный облик и из-за тонких нитевидных листьев, сближенных в ложные мутовки, внешне очень похожи на подмаренники или на некоторые гвоздичные, например на торицу.

Многие моллюгиновые являются однолетниками с очень коротким жизненным циклом, который начинается с прорастания семян сразу после первых дождей, через несколько дней растения зацветают и, дав семена, отмирают спустя 30—40 суток после прорастания (моллюго и др.). Реже моллюгиновые являются многолетними травами, кустарничками или полукустарниками. Листья супротивные, почти мутовчатые или очередные, цельные, без прилистников или с мелкими опадающими прилистниками. У некоторых видов наблюдается сильная редукция листьев до чешуй или мелких, сухих, кожистых листочков. В этом отношении особенно интересна австралийская макартурия, у которой на зеленых прутьевидных побегах листья или совсем редуцированы, или сохраняются только в нижней их части. Некоторые макартурии по внешнему виду напоминают средиземноморские виды ракитника (Cytisus).

Цветки моллюгиновых в верхоцветных соцветиях, обычно мелкие и невзрачные, обоеполые, редко однополые, большей частью безлепестные. Чашелистиков обычно 5. Лепестки (точнее, лепестковидные стаминодии) малень-

кие или, чаще, отсутствуют. Тычинок 5—10 или больше, редко 2. Гинецей из 2—5 плодолистиков, синкарпный; завязь верхняя, обычно со многими семязачатками в каждом гнезде. Плоды сухие, раскрывающиеся локулицидно или поперечной трещиной, редко нераскрывающиеся, обычно окруженные остающейся чашечкой. Семена с согнутым зародышем и с периспермом, иногда с ариллусом.

Семена некоторых моллюгиновых (глинус, макартурия) имеют особое приспособление, которое повышает их плавучесть. Такое приспособление особенно хорошо развито у глинуса лядвенцевидного, растущего в поймах рек. Опавшие семена этого растения имеют два нитевидных придатка, отходящих от рубца семени и представляющих собой видоизмененный фуникулус. Один придаток длинный, огибает все семя; другой, более короткий и жесткий, расположен перпендикулярно рубцу и от основания окружен белым мешковидным фуникулярным ариллусом, который заполняется воздухом и служит своеобразным парусом. Открывая под водой коробочки глинуса, можно наблюдать, как его семена всплывают в большом количестве и плавают очень долго; если ариллус разорвать и тем самым удалить воздух, семена сразу же погружаются в воду.

Побеги моллюго и некоторых видов глинуса используют как овощи и как средство, возбуждающее аппетит. Применение моллюгиновых в народной медицине объясняется содержанием в них большого количества сапонинов.

СЕМЕЙСТВО ГВОЗДИЧНЫЕ (CARYOPHYLLACEAE)

Гвоздичные — одно из наиболее крупных семейств в порядке гвоздичных. В нем насчитывают примерно 80 родов и 2000 видов. Гвоздичные можно встретить на всех континентах земного шара, в самых различных местообитаниях. Представители семейства произрастают в тундре, среди гвоздичных много лесных и луговых растений. Встречаются они и в засушливых районах: в степях, полупустынях и пустынях. В горах гвоздичные поднимаются до альпийского пояса, а один из видов — *звездчатка стелющаяся* (Stellaria decumbens) — был обнаружен в скалистых расселинах в Гималаях на высоте 6000 м, значительно выше других цветковых растений высокогорий.

Особенно широко гвоздичные представлены в умеренных областях северного полушария, причем наибольшее число родов и видов сосредоточено в Средиземноморье, Западной и Средней Азии. В составе флор большинства частей Арктики представители этого семейства по численности видов занимают чаще всего пятое место. Несколько родов гвоздичных встречается в южном полушарии, в его умеренной зоне, а также в горах тропической области. Даже на покрытой льдом Антарктиде, где высших растений практически нет, на Антарктическом полуострове материка, наряду со злаком щучкой антарктической обнаружен и один вид гвоздичных — *колобантус кито* (Colobanthus quitensis). Значительное число видов и даже родов гвоздичных является космополитами. Таковы роды *торица* (Spergula), *торичник* (Spergularia), *звездчатка* (Stellaria), *ясколка* (Cerastium), *песчанка* (Arenaria) и др.

Все многообразие родов и видов гвоздичных в соответствии с системой семейства, предложенной Ф. Паксом и К. Гоффманом, принято делить на три подсемейства: паронихиевые (Paronychioideae), алсиновые (Alsinoideae) и смолевковые (Silenoideae); представители подсемейств различаются по наличию или отсутствию прилистников и некоторым особенностям строения цветков.

Листья у гвоздичных супротивные, редко очередные, простые, цельные, часто узкие — линейные или линейно-ланцетные, снабженные чешуевидными прилистниками (большинство паронихиевых) или без прилистников (алсиновые и смолевковые). Цветки обычно собраны в очень характерные для этого семейства дихазиальные соцветия, либо сильно разветвленные и рыхлые (у видов *качима* — Gypsophila), либо более компактные, зонтиковидные или щитковидные (*гвоздика бородатая* — Dianthus barbatus); значительно реже цветки одиночные (*куколь обыкновенный* — Agrostemma githago). Цветки актиноморфные, у большинства представителей 5-членные (рис. 199). Чашелистиков 5, свободных, или почти свободных (паронихиевые и алсиновые) или сросшихся в трубку (смолевковые, например *смолевка-хлопушка* — Silene vulgaris, табл. 55); часто имеются сближенные с чашечкой прицветные листья. Лепестков обычно 5, всегда свободных; у некоторых видов лепестки едва развиты или совсем отсутствуют. Только у смолевковых лепестки имеют длинные ноготки (суженная часть лепестков) и цельные или разделенные на узкие доли отгибы (расширенная часть лепестков), а на границе между ними иногда встречаются лепестковидные выросты, образующие так называемый придаточный венчик или привенчик. Тычинок 10, расположенных в два круга или 5—4 в одном круге, редко 3, 2 и даже 1 тычинка. Гинецей из 2—5 плодолистиков, синкарпный или переходный к лизикарпному, преимущественно со свободными столбиками. Завязь верхняя, обычно с многочисленными семязачатками в каждом гнезде, редко с несколькими

Рис. 199. Гвоздичные.

Гвоздика пышная (Dianthus superbus): *1* — общий вид растения; *2* — цветок (*п* — прицветники, *з* — завязь с двумя столбиками, *ч* — чашечка, продольно разрезана и развернута, *н* — ноготок лепестка, *о* — отгиб лепестка, *т* — тычинка). Ясколка альпийская (Cerastium alpinum): *3* — общий вид растения; *4* — цветок.

семязачатками или только с одним. Плоды — коробочки, орехи, редко ягоды. Зародыш обычно согнут вокруг мучнистого перисперма.

Опыление совершается преимущественно насекомыми. Цветки паронихиевых и алсиновых со свободными, раскинутыми чашелистиками и лепестками не специализированы для опыления определенными видами; нектар и пыльца в них доступны самым различным насекомым, которые осуществляют перекрестное опыление. У гвоздичных нектар, порой довольно обильный, выделяют расширенные основания тычиночных нитей. Среди представителей семейства известны хорошие медоносы: *смолка обыкновенная* (Viscaria vulgaris), *горицвет кукушкин* (Coronaria flos-cuculi), *гвоздика пышная* (Dianthus superbus). Цветки смолевковых со спаянными чашелистиками опыляются преимущественно дневными и ночными бабочками. Длинными хоботками бабочки достают нектар со дна трубчатой чашечки, при этом они обязательно задевают за тычинки, а прилипшую пыльцу переносят на другие цветки. Важно и то, что цветки многих гвоздичных окрашены в различные оттенки красного цвета, а бабочки, в отличие от многих других насекомых, способны воспринимать красный цвет.

Цветки целого ряда гвоздичных протандричны, в них пыльца созревает и высыпается раньше, чем рыльце того же цветка становится способным воспринять ее. Протандрия известна у *гвоздики травянки* (Dianthus deltoides), горицвета кукушкина, *смолевки многоцветковой* (Silene multiflora), *смолевки зеленоцветной* (S. chlorantha) и многих других гвоздичных.

Не только протандрия, но и такие нередкие среди гвоздичных явления, как гинодиэция — женская двудомность (некоторые гвоздики, звездчатки, смолевки) и триэция — трехдомность (отдельные виды *мыльнянки* — Saponaria — и смолевки), практически устраняют самоопыление и способствуют более успешному перекрестному опылению, не исключая, однако, возможности гейтоногамии.

Цветки гвоздичных, опыляемые ночными бабочками, имеют светлую окраску, они могут быть лишены запаха или источают аромат. *Смолевка поникшая* (Silene nutans), растущая на лугах, на хорошо освещенных солнцем местах, раскрывает белые лепестки и издает сильный запах только с наступлением вечера, привлекая ночных бабочек. Цветение длится три ночи, причем в созревании тычинок и рылец наблюдается определенная последовательность, устраняющая самоопыление: в первую ночь созревают тычинки наружного круга, во вторую — тычинки внутреннего круга и только на третью ночь созревают рыльца. От ползающих насекомых, которые только воспользовались бы нектаром и пыльцой, а опыления бы не произвели, смолевка поникшая защищается клейкой массой, выделяемой стеблем у основания цветоножек. Как только цветение закончится, клейкое вещество перестает выделяться. Точно так же у многих других гвоздичных, как, например, у смолки обыкновенной (табл. 55), стебель очень липкий, что предохраняет цветки от непрошеных гостей — муравьев и других ползающих насекомых. В завязь *мыльнянки лекарственной* (Saponaria officinalis), горицвета кукушкина, смолевки поникшей и некоторых других гвоздичных бабочки откладывают яички и производят при этом опыление. Появляющиеся вскоре гусеницы питаются незрелыми семенами, а затем уходят из цветка, но семян для размножения у таких растений остается достаточно много.

Некоторые представители семейства, в обычных условиях насекомоопыляемые растения, способны переходить к самоопылению в том случае, если из-за плохой погоды или отсутствия насекомых перекрестное опыление невозможно. В закрытых — клейстогамных цветках, которые встречаются у отдельных видов, например у *мшанки лежачей* (Sagina procumbens), *псевдостеллярии лесной* (Pseudostellaria sylvatica), всегда происходит самоопыление.

Некоторые паронихиевые (*грыжник* — Herniaria, *паронихия* — Paronychia) и алсиновые (*дивала* — Scleranthus) с цветками, в которых лепестки едва развиты или отсутствуют совсем, опыляются ветром.

Плоды подавляющего большинства гвоздичных — многосемянные коробочки, вскрывающиеся зубчиками и располагающиеся обычно на верхушке стебля (рис. 200). Созревшие семена высыпаются не сразу, а частями в разные стороны, когда порыв ветра или прикосновение животного встряхнет стебель. Зубцы коробочек гвоздики травянки, смолевки поникшей и некоторых других гвоздичных закрываются в ненастье, и вода не может повредить семенам. У *качима метельчатого* (Gypsophila paniculata), относящегося к растениям, известным под названием «перекати-поле», зубцы коробочек всегда загнуты внутрь, а промежутки между ними очень малы, поэтому семена могут рассеиваться из коробочек лишь при достаточно сильных порывах ветра. Это обычно происходит осенью, когда растение отрывается от корня и его рыхлые шаровидные кусты разносятся ветром на большие расстояния. Оригинальный способ распространения семян известен у произрастающей преимущественно в арктических районах Сибири и Северной Америки *вильгельмсии пузырчатой* (Wilhelmsia physodes). Ее коробочки со зрелыми семенами распадаются обычно на три вздутых пленчато-кожистых гнезда, которые и рассеиваются ветром (рис. 200).

Семена некоторых гвоздичных разносятся муравьями; снабженные присемянником, семена *мерингии трехжилковой* (Moehringia trinervia) растаскиваются муравьями, которые поедают присемянник (рис. 200). Нередко семена переносятся ветром, особенно у видов, продуцирующих семена с пленчатой каймой (рис. 200).

Односемянные, невскрывающиеся плоды — орехи разносятся ветром или животными. Орехи дивалы остаются внутри разрастающейся чашечки (рис. 200), она легко цепляется за шерсть животных, которые и разносят плоды. Кроме того, орехи дивалы могут рассеиваться ветром. Точно так же разносятся плоды родов *птерантус* (Pteranthus), *кометес* (Cometes) и *склероцефалус* (Sclerocephalus). У этих растений после цветения веточки и листья в каждом соцветии разрастаются, обычно твердеют и все растение с плодами становится жестким, колючим (рис. 200). В стадии плодоношения стебли паронихии и грыжника становятся ломкими, части растений с орехами разносятся ветром (рис. 200); у паронихии остаются при плодах, помимо чашечки, довольно крупные пленчатые прицветники, облегчающие распространение плодов ветром. Плод *волдырника ягодного* (Cucubalus baccifer) очень своеобразен — это блестящая черная сухая ягода (рис. 200); в распространении таких плодов, возможно, участвуют птицы.

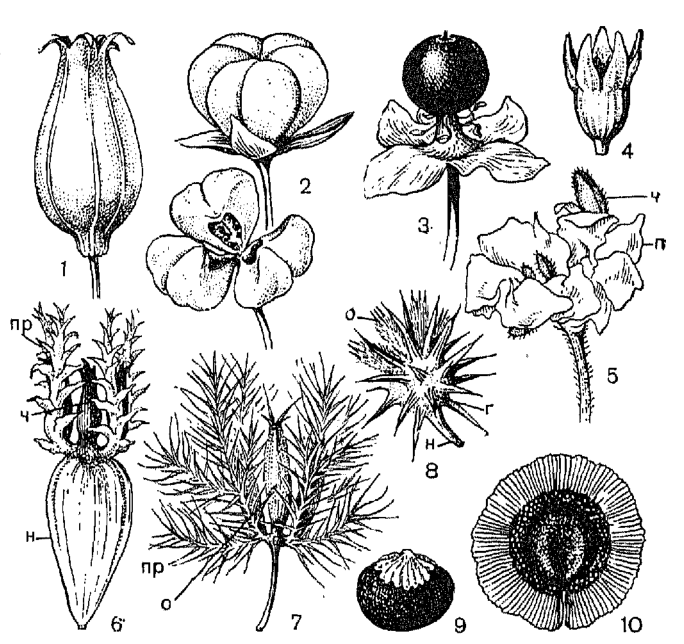


Рис. 200. Некоторые типы плодов и семян гвоздичных:
1 — коробочка дрёмы ночной (Melandrium noctiflorum), вскрывающаяся зубчиками; *2* — коробочка вильгельмсии пузырчатой (Wilhelmsia physodes), распадающаяся при созревании на три части; *3* — сухая ягода волдырника ягодного (Cucubalus baccifer) с остающейся в основании чашечкой; *4* — чашечка с заключенным внутри орешковидным плодом дивалы однолетней (Scleranthus annuus); *5* — верхняя часть побега паронихии головчатой (Paronychia cephalotes) (*п* — пленчатые прицветные листья, *ч* — замкнутая чашечка с заключенным внутри ореховидным плодом); *6* — верхняя часть побега птерантуса вильчатого (Pteranthus dichotomus), отламывающаяся при созревании плодов (*н* — ножка, *пр* — придатки, *ч* — замкнутая чашечка с заключенным внутри плодом); *7* — верхняя часть побега кометеса абиссинского (Comotes abyssinica) (*пр* — разветвленные придатки, *о* — околоцветник, сохраняющийся при плодах); *8* — верхняя часть побега склероцефалуса аравийского (Sclerocephalus arabicus) (*н* — ножка, *г* — головчато вздутая часть ножки, снабженная шиловидными придатками, *о* — околоцветник, сохраняющийся при плодах); *9* — семя мерингии трехжилковой (Moehringia trinervia) с присемянником; *10* — семя торицы весенней (Spergula vernalis) с крылом.

Подавляющее большинство гвоздичных — однолетние или многолетние травянистые растения. Однако в семействе имеется несколько некрупных, высотой 60—180 см, кустарников — виды рода *шидея* (Schiedea), эндемики Гавайских островов. Кустарнички и полукустарники встречаются главным образом среди гвоздичных, произрастающих в аридных и горных районах умеренной зоны, в тропиках и субтропиках.

Для некоторых многолетних форм гвоздичных, произрастающих в тундре, высоко в горах, в полупустынях и пустынях, характерна своеобразная подушечная форма роста. Стебель таких растений у самой почвы многократно ветвится, при этом в разные стороны отходят многочисленные побеги, которые, в свою очередь, неоднократно разветвляются. Все рас-

тение приобретает форму полушария или подушки, нередко колючей. Очень колючие подушки образуют некоторые виды *колючелистника* (Acanthophyllum, табл. 56), произрастающие в основном в Южном Закавказье, Иране, Афганистане и Средней Азии. Листья этих растений-подушек превращены в колючки. Подушки бывают рыхлыми или компактными; и те и другие очень медленно растут; в год побеги удлиняются всего на несколько миллиметров, а возраст отдельных экземпляров исчисляется столетиями. Плотная подушка лучше прогревается солнечными лучами, побеги ее хорошо защищены от иссушающего действия ветра, внутри подушек создается свой микроклимат. Наблюдения над растением-подушкой *песчанкой туполистной* (Arenaria obtusifolia) в горах Колорадо (США) показали, что у нее температура листьев была на 12° выше температуры окружающего воздуха. Очень крупные подушки, диаметром до 2 м, образует *качим аретиевидный* (Gypsophila aretioides, табл. 56), произрастающий на скалах, на высоте до 2000 м в Южном Закавказье, горной Туркмении и Северном Иране. Подушки этого растения очень твердые, издали они похожи на камень, одетый лишайником. Масса подушки достигает иногда 150 кг. При крайней скудности растительности такие подушки употребляются местными жителями как топливо. Одними из самых высокогорных цветковых растений являются виды рода *пикнофиллум* (Pycnophyllum) в альпийской зоне Анд. Некоторые из них образуют круглые, напоминающие куртины мха подушки диаметром до 1 м, которые могут расти вблизи границы вечного снега.

На альпийских лугах, которые располагаются высоко в горах, в непосредственной близости с пространствами, покрытыми льдом и снегом, можно встретить немало гвоздичных — представителей родов смолевка, песчанка, ясколка, *алсина* (Alsine), *минуартия* (Minuartia) и некоторые другие. Почти все растения-альпийцы — многолетники, едва возвышающиеся над землей. У них сильно развита корневая система, у многих имеется густое опушение или восковой налет и толстая кутикула на листьях и стеблях. Альпийские луга необычайно красивы, они расцвечены массой разнообразных крупных и ярко окрашенных цветков; яркая окраска способствует привлечению очень редких в горах насекомых-опылителей.

Среди гвоздичных, особенно однолетних, много таких растений, которые являются злостными сорняками посевов. Эти растения обычно быстро завершают цикл развития и продуцируют огромное количество семян.

Торица посевная (Spergula sativa), ранее населявшая только Евразию, позже стала космополитом, засоряющим посевы яровых зерновых и пропашных культур, а также льна. Одно растение, зацветая в июле, вскоре дает до 30 000 семян, 10% которых являются всхожими уже в текущем полевом сезоне.

Куколь обыкновенный — однолетник с серовойлочным опушением листьев и одиночными крупными розовыми цветками, ранее широко распространенный в Средиземноморье, проник до Австралии и Капской земли. Куколь встречается в посевах зерновых культур и льна, являясь особо опасным сорняком хлебных злаков, так как его семена содержат 6,5% ядовитого гликозида гитагина, или агростемина, действующего на сердце, нервную систему и разрушающего красные кровяные тельца. Примесь семян куколя в муке в количестве 0,5% и более делает ее горьковатой на вкус и опасной для здоровья. Вместе с тем яд куколя безвреден для овец, птиц и мелких грызунов.

Хорошо известна в качестве повсеместного и трудноистребимого сорняка, преимущественно овощных культур, *звездчатка средняя*, или *мокрица* (Stellaria media). Жизненный цикл мокрица проходит менее чем за 40 дней и дает за лето 2—3 поколения. Нижняя часть стеблей, а также осенние всходы могут перезимовывать и зацветать вскоре после таяния снега. Одно растение продуцирует до 25 000 семян, которые сохраняют всхожесть в течение 8 лет, а в отдельных случаях и до 25 лет. Это растение охотно поедает скот, используют его и для подкормки цыплят и домашних певчих птиц.

Большинство видов семейства содержит сапонины — вещества, которые при взбалтывании с водой дают обильную пену. Сапонины присутствуют во всех частях растения, но больше всего их в паренхимных клетках подземных органов. Многие гвоздичные, например мыльнянка лекарственная, *зорька* (Lychnis chalcedonica), *колючелистник качимовидный* (Acanthophyllum gypsophiloides), отдельные виды качима, издавна известны в народе под названием «мыльного корня» и применялись в качестве суррогата мыла. Пена, образуемая сапонинами, отличается от мыльной — она не содержит щелочи. Свойство сапонинов давать при взбалтывании обильную пену проявляется при очень небольшой их концентрации, в некоторых случаях даже в разведении 1:10 000. В настоящее время это свойство сапонинов используют в огнетушителях, в производстве шипучих напитков, пива, халвы. Сапонины используют в парфюмерии при изготовлении шампуней, в текстильной промышленности для мытья и отбеливания шерстяных и шелковых тканей, для которых неприменимо обычное щелочное мыло, в технике при обогащении руд способом флотации.

Использование гвоздичных в медицине также связано с наличием в этих растениях сапонинов. Для лечебных целей применяют в основном два растения — мыльнянку лекарственную и *грыжник голый* (Herniaria glabra). Однако сапонины далеко не безобидные вещества. Все зависит от того, каким путем они попадают в организм человека или животного. Большинство сапонинов, попадая через рот в пищеварительный тракт, не оказывает токсического действия, но при непосредственном введении в кровяное русло многие сапонины вызывают гемолиз — разрушение красных кровяных телец. Один из ценных для хозяйства сапониноносов — колючелистник качимовидный — долгое время служил предметом широкого экспорта. В результате многолетних заготовок его заросли в Южном Казахстане и в республиках Средней Азии практически исчезли, поэтому насущной проблемой явилась разработка основ для введения этого вида в культуру. В Западной Европе выращивают другие сапониноносы — *качим остролистный* (Gypsophila acutifolia) и *качим метельчатый* (G. paniculata).

Самым замечательным и наиболее известным в семействе является обширный, включающий примерно 300 видов род *гвоздика* (Dianthus), широко представленный в Европе, Азии, тропической и Южной Африке, некоторые виды встречаются в Северной Америке. Центром многообразия видов этого рода считается Средиземноморье. Многие гвоздики являются излюбленными декоративными растениями и культивируются почти повсеместно из-за их приятного запаха и обычно яркой окраски венчика, часто махрового вследствие расщепления тычинок и превращения их в лепестки.

Запах цветков гвоздики напоминает аромат гвоздики — пряности, которая представляет собой высушенные бутоны гвоздичного дерева (Syzygium aromaticum) из семейства миртовых.

В конце XVIII в. в европейские сады проникла однолетняя *гвоздика китайская* (Dianthus chinensis), от которой путем скрещивания с другими видами получено много сортов с цветками различной окраски, достигающими в диаметре иногда 15 см. Многочисленные махровые, полумахровые, ремонтантные сорта, выращиваемые на срезку, были получены от многолетней *гвоздики садовой*, или *голландской* (D. caryophyllus) родом из Южной Европы. Одной из наименее прихотливых и зимостойких гвоздик является гвоздика бородатая, обладающая компактными соцветиями разнообразной окраски. Широко культивируется многолетняя *гвоздика перистая* (D. plumarius) родом из Европы (от итальянских Альп до Татр). Прочно вошли в культуру *гвоздика почти бесстебельная* (D. subacaulis) из Юго-Западной Европы, *гвоздика душистая* (D. fragrans) с гор Кавказа, *гвоздика альпийская* (D. alpinus) с высокогорий Альп, *гвоздика кроваво-красная* (D. cruentus) с Балканского полуострова, *гвоздика монпельенская* (D. monspessulanus) с гор Центральной и Южной Европы. На территории европейской части Советского Союза очень обычными видами являются гвоздика травянка и *гвоздика пышная* (D. superbus). Гвоздика травянка растет на сухих, хорошо освещенных солнцем местах, на песчаных склонах и лесных опушках; ее некрупные, но изящные, яркие, розово-красные цветки хорошо заметны среди других растений. Гвоздику пышную с бледно-розовым венчиком, лепестки которого по краям рассечены на узкие, линейные доли, можно встретить в разреженных лесах, на лесных опушках и полянах, на лугах. Обе эти гвоздики с успехом выращивают в садах.

В качестве декоративных растений, помимо гвоздики, используют представителей самых различных родов этого семейства (табл. 55, 56, 57).

СЕМЕЙСТВО АМАРАНТОВЫЕ (AMARANTHACEAE)

Семейство амарантовых, или щирицевых, включает около 65 родов и 850 видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических областях земного шара, но преимущественно в Америке и Африке.

Амарантовые в своем большинстве — однолетние и многолетние травы, но среди них есть также полукустарники, кустарники и кустарниковые лианы. На Гавайских островах встречаются маленькие вечнозеленые деревья из родов *нототрихиум* (Nototrichium) и *шарпантьера* (Charpentiera). На западе Южной Африки, в пустыне Намиб, произрастает единственный в семействе стеблевой суккулент — *артрерва Лейбница* (Arthraerva leubnitziae, рис. 201).

Листья у амарантовых очередные или супротивные, цельные, без прилистников. Цветки мелкие, обычно актиноморфные, безлепестные, обоеполые или реже однополые и тогда однодомные или двудомные, с чашечкой из 5 или, часто при редукции, из 1—4 обычно сухих и пленчатых чашелистиков или совсем без них, как правило, с зелеными или различно окрашенными перепончатыми прицветничками и прицветниками. Тычинок большей частью 5, иногда меньше. Гинецей из 2—3 (4) плодолистиков, с лопастным или головчатым рыльцем и верхней одногнездной завязью. Цветки одиночные или, гораздо чаще, в небольших верхоцветных соцветиях (клубочках), собранных в сложные бокоцветные соцветия (кисти, ме-

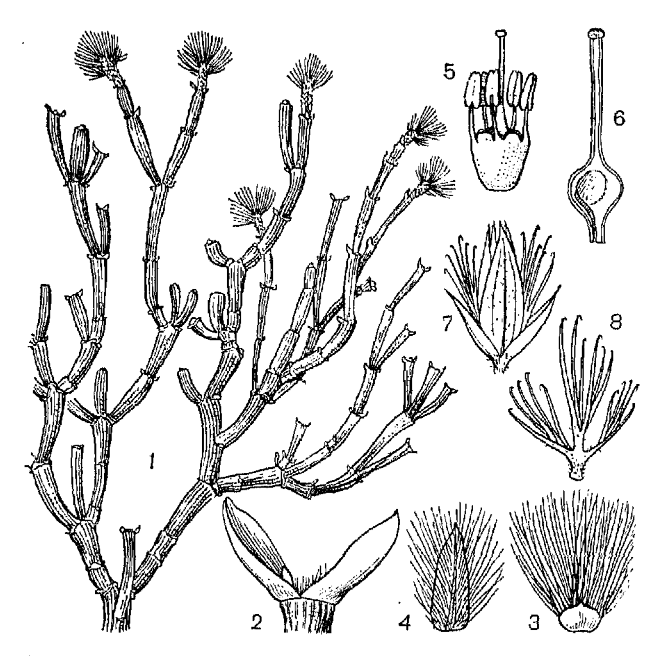


Рис. 201. Амарантовые.

Артрерва Лейбница (Arthraerva leubnitziae): *1* — цветущие ветви; *2* — листья; *3* — цветок; *4* — чашелистик; *5* — цветок с удаленным околоцветником; *6* — гинецей. Циатула стелющаяся (Cyathula prostrata): *7* — частное соцветие; *8* — стерильные цветки.

телки и др.), иногда весьма декоративные. У большинства родов цветки вырабатывают нектар и опыляются насекомыми. Плод — орех, реже ягода или крыночка. Семена линзовидные, округлые или почковидные, с кольцевым зародышем, окружающим обильный перисперм.

У многих амарантовых тычиночные нити срастаются в трубку, часто имеющую наверху придатки — псевдостаминодии. Именно из-за сохраняющихся при плодах сухих пленчатых листочков околоцветника семейство и получило свое название от слова «амарантос», что означает «неувядающий цветок» (от греч. а — не, maraino — увядать, anthos — цветок).

Амарантовые — растения светолюбивые, поселяющиеся на открытых местах. В некоторых родах, например, у видов амаранта, верхние листья имеют очень короткие черешки, а у более нижних черешки во много раз длиннее. Верхние листья при этом не затеняют нижние, так как черешки последних продолжают расти, пока их листовые пластинки не выйдут из тени верхних. Если смотреть на побег сверху, получается своеобразная листовая мозаика.

Роль амарантовых в растительном покрове сравнительно невелика, и они редко доминируют в сообществах. Многие виды являются нитрофилами, т. е. растениями, нуждающимися в почве, богатой азотом. В связи с этим амарантовые стали спутниками человека, являясь нередко докучливыми сорняками на богатых перегноем полях, огородах, садах и плантациях и обычными рудеральными растениями.

В семействе амарантовых два подсемейства: амарантовые (Amaranthoideae) и гомфреновые (Gomphrenoideae).

Растения подсемейства амарантовых имеют четырехгнездные пыльники, плод с одним или многими семенами и большей частью очередные листья. Наиболее примитивна триба целозиевых (Celosieae), у представителей которой в завязи образуется несколько семязачатков. Сюда относятся роды *деерингия* (Deeringia) и *плеуропеталум* (Pleuropetalum) с ягодовидными плодами, а также крупный род *целозия* (Celosia), более 60 видов которого встречается преимущественно в субтропических областях Африки и Америки.

У видов трибы амарантовых (Amarantheae) плод односемянный. Сюда принадлежит самый известный род семейства *амарант*, или *щирица* (Amaranthus), виды которого широко распространились с помощью человека, но обычно помимо его воли, как в теплых, так и в умеренных областях. Этот род состоит почти исключительно из однолетников с однополыми, редко обоеполыми цветками. Почти все щирицы Европы и все щирицы Сибири являются адвентивными (пришлыми) растениями, проникшими в эти места недавно, главным образом из Америки, в результате заноса их человеком.

В то время как декоративные виды называют по-русски амарантами, сорные виды у нас принято называть щирицами. *Щирица запрокинутая* (A. retroflexus) — самый распространенный в умеренных областях вид, натурализовавшийся местами даже в подзоне средней тайги,— известна как характерный сорняк полей с корнеплодами. Он очень плодовит: каждый из хорошо развитых экземпляров этого вида дает сотни тысяч семян. *Щирица зеленая* (A. viridis) — обычный сорняк в тропических странах. Совсем недавно было сообщение о появлении этого вида в СССР — в Туркмении и Таджикистане, а теперь можем сказать о нахождении его и в Азербайджане. Адвентивные североамериканские *щирица белая* (A. albus) и *щирица жминдовидная* (A. blitoides), ставшие у нас только в текущем столетии злостными сорняками степной и лесостепной зоны, продолжают продвигаться на север, преимущественно по железнодорожным насыпям, которые благодаря засоленности, хорошему дренажу и освещенности являются удобным местом для поселения степных и пустынных растений в лесной зоне.

Семена щириц довольно мелкие, гладкие, в прочной оболочке, хорошо приспособлены к выпадению из плода (явление барохории)

и разносу с почвой на ногах животных и человека, а также различным наземным транспортом. Большой процент семян, пройдя через пищеварительный тракт скота, остается неповрежденным, причем прохождение семян через кишечник животных даже стимулирует их прорастание.

Виды многих родов имеют специальные приспособления для распространения плодов животными. Прицепками служат колючие, часто крючковато загнутые на конце листочки околоцветника и прицветник фертильных или иногда более обильных в соцветии стерильных цветков, которые вместе с плодами зацепляются за шерсть животных. Таким образом разносятся, нередко на значительные расстояния, плоды произрастающих в Африке и Южной Азии 25—30 видов рода *циатула* (Cyathula, рис. 201), 3 видов эндемичного для тропической Африки и Мадагаскара полукустарникового рода *серикорема* (Sericorema) и 10 афро-индийских видов рода *пупалия* (Pupalia), многие стерильные цветки которых превращены в целый пучок колючек.

Самый крупный в трибе амарантовых австралийский род *птилотус* (Ptilotus) насчитывает более 100 видов трав, полукустарников и кустарников. Растения этого рода очень декоративны во время цветения (рис. 202).

Растения подсемейства гомфреновых имеют двугнездные пыльники, односемянный плод и супротивные листья.

У видов небольшой американской трибы брайулиновых (Brayulineae) цветки одиночные или собраны в пазушные клубочки. В трибе гомфреновых (Gomphreneae) соцветия колосовидные или головчатые. Сюда относится самый крупный род семейства — *альтернантера* (Alternanthera), насчитывающий около 200 видов, распространенных в основном в тропиках и субтропиках Америки, где многие виды являются обычными сорными и рудеральными растениями. В нашей стране в диком виде по сырым местам, а также как сорняк рисовых полей в Закавказье встречается только однолетник *альтернантера сидячая* (A. sessilis).

В американском роде *гомфрена* (Gomphrena) свыше 100 видов трав и кустарников с плотными шаровидными или яйцевидными соцветиями. Около 80 видов трав и кустарников, большей частью двудомных, насчитывается в роде *ирезина* (Iresine), распространенном в американских и австралийских тропиках.

Практическое значение амарантовых для человека в настоящее время не очень велико. Они известны главным образом как сорные и декоративные растения и менее как пищевые, кормовые и лекарственные. Но в прошлом несколько видов амаранта играли и отчасти продолжают играть в горном земледелии некоторых теплых стран весьма важную роль.

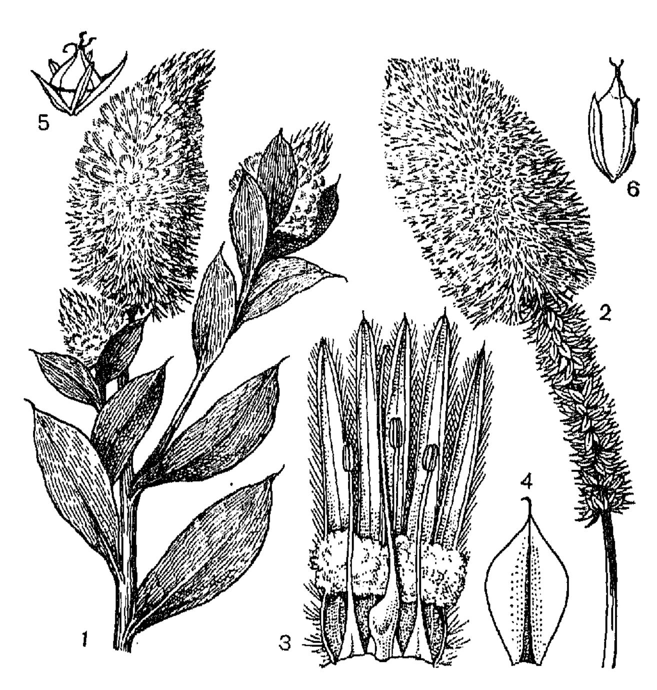


Рис. 202. Амарантовые.
Птилотус возвышенный (Ptilotus exaltatus): 1 — цветущая ветвь в начале цветения; 2 — соцветие в конце цветения; 3 — развернутый цветок; 4 — прицветник. Щирица жминдовидная (Amaranthus bliloides): 5 — плод. Щирица согнутая (A. deflexus): 6 — плод.

Декоративное значение амарантовых обусловлено бросающейся в глаза окраской и формой их соцветий, а также разнообразно окрашенной листвой. В садах и соответственно в букетах, иногда в горшечной культуре встречается *целозия петуший гребень* (Celosia argentea var. cristata), имеющая соцветие, напоминающее петушиный гребень. Сходство с последним является результатом срастания широко фасциированных ветвей соцветия. Петуший гребень представлен множеством садовых форм с соцветиями различной формы, размера и окраски — белой, желтой, розовой, багряной, ярко-красной, фиолетовой и др., а также пестрой, с различными комбинациями окраски. Разновидность с нормальными (не фасциированными) соцветиями в виде перьевидных метелок, также различной окраски (var. argentea), выращивают для срезки. Петуший гребень был ввезен в Европу из своей предполагаемой родины в Африке еще в средневековье и в эпоху Возрождения был очень обычен в западноевропейских садах. Имеется большое количество декоративных сортов с соцветиями различной величины и формы. Листья и молодые побеги целозий употребляют в пищу как зелень, а из семян получают целозиевое масло.

У нас в садах нередки три вида амаранта: *амарант хвостатый*, или *лисий хвост* (Amaranthus caudatus), с длинными, иногда длиной более 1 м, свисающими, темными карминово-красными, светло- или ярко-зелеными соцветиями; *амарант печальный* (A. hypochondriacus) и *амарант багряный* (A. cruentus), более известный под старым названием,— *амарант метельчатый* (A. paniculatus), с прямостоячими метельчатыми, большей частью кроваво-красными соцветиями. В более теплых странах разводят также лиственно-декоративные виды амаранта, с листьями различной окраски, от золотисто-желтой и оранжево-бронзовой до темно-красной и пестрой.

Как красивые бордюрные и ковровые растения с листьями различной окраски часто культивируют многочисленные сорта разных видов альтернантеры и ирезины, многие из которых пригодны для создания в парках ковровых ваз и фигур.

Для сухих букетов используют многие виды амарантовых, например *гомфрену шаровидную* (Gomphrena globosa) с белыми, красными и розовыми шаровидными соцветиями. Засушенные соцветия амарантов широко применялись в сухих букетах еще римлянами.

Листья и молодые стебли некоторых видов щириц (Amaranthus lividus, A. retroflexus, A. tricolor и некоторых других) издавна употребляют в пищу как овощи.

Семенами амарантов кормят птиц. Хотя амаранты имеют типично анемофильную пыльцу и лишены нектарников, они считаются хорошими перганосами (пыльцу собирают пчелы).

Амаранты хвостатый, печальный и багряный являются древними культурными зерновыми растениями. На своей родине в Центральной и Южной Америке их разводили и нередко разводят еще и теперь на полях ради очень питательных семян, богатых белками и лизином. Из семян приготовляют кашу, лепешки, пирожные, освежающий напиток. Их также жарят и употребляют в пищу как хлопья, наподобие кукурузных.

Недавно при раскопках в Центральной Мексике американские археологи нашли семена амаранта в культурном слое возрастом 4800 лет и во всех последующих, более молодых культурных слоях. Насколько важную роль играло возделывание зерновых амарантов в ацтекском государстве ко времени появления испанских конкистадоров, свидетельствуют сохранившиеся списки дани, которую провинции платили императору. За год в столицу привозили более 70 000 гл зерна амаранта наряду с 81 000 гл бобов и 100 000 гл кукурузы.

Из рассказов очевидцев времен завоевания Мексики испанцами мы знаем о ритуальном использовании амаранта на главном празднике ацтеков в честь их военных богов. На площади сооружали большие фигуры богов, изготовленные из амарантовой муки и зерен кукурузы, смешанных с медом и соком агавы. В конце праздничных церемоний эти фигуры жрецы ломали на части и куски их как «мясо и кости богов» раздавали верующим, которые их с благоговением съедали. Потребление другой пищи в этот день было строго запрещено.

В Средней Европе в древности для производства муки возделывали *амарант синеющий* (A. lividus var. ascendens). Находки большого количества семян этого растения в раскопках относятся еще ко времени свайных построек.

В настоящее время культура амарантов как зерновых растений, кроме Центральной и Южной Америки, где она носит отчасти реликтовый характер, имеется также в Восточной Африке и особенно в Гималаях, Китае и горах Индии.

СЕМЕЙСТВО МАРЕВЫЕ (CHENOPODIACEAE)

Маревые ассоциируются в сознании большинства людей с злостными садово-огородными сорняками и рудеральными растениями. И это соответствует действительности: виды *мари* (Chenopodium) и *лебеды* (Atriplex) — распространеннейшие сорняки-космополиты. Но вместе с тем этому семейству человечество обязано корнеплодом первостепенной важности — свеклой и прежде всего сахарной свеклой, которая ныне дает более трети всего производимого в мире пищевого сахара, а также повседневным овощем — столовой свеклой. Кроме того, это семейство содержит ряд других менее известных, но ценных полезных растений, о чем будет речь далее.

Внешне маревые — невзрачные растения: среди них почти нет декоративных видов, введенных в культуру. Но при произрастании в массе, на большом пространстве некоторые из них могут создавать красочный покров. Так, в пустыне Гоби *поташник стройный* (Kalidium gracile, табл. 58), образующий почти чистые сообщества на глинистых такырах, изумрудно-зеленый в летний период, осенью окрашивается в яркий янтарно-желтый или малиново-красный цвет, создавая на белесом фоне пустыни издалека бросающиеся в глаза обширные цветные пятна. В пустынях некоторые виды маревых создают осенние аспекты за счет ярко окрашенных и сверкающих на солнце полупрозрачных крыльев плодов, например *солянка мясистая* (Salsola crassa), *солянка казахов* (S. kasakorum) и *ежовник безлистный* (Anabasis aphylla, табл. 58).

Среди маревых есть однолетние и многолетние травы, полукустарнички и кустарники и даже небольшие деревья (*саксаул* — Haloxylon, табл. 59). Стебли обычно прямостоячие, реже простертые. Только у кавказского лесного монотипного рода *габлиция* (Hablitzia) да еще у двух кустарниковых видов из близкородственных между собой родов: *рагодия* (Rhagodia) из Австралии и *хольмбергия* (Holmbergia) из Южной Америки — стебель лиановидный, лазящий. У кавказского вида *габлиции тамусовидной* (Hablitzia tamnoides) он травянистый, ежегодно отмирающий, достигает в длину 2 м (рис. 203).

Для многих маревых характерна членистость стебля и ветвей, хорошо выраженная, например, у *солероса* (Salicornia) и саксаула. При этом нередко наблюдается редукция листьев, от которых остается лишь очень короткое влагалищное кольцо со следами листовых пластинок в виде бугорков или шипиков. Некоторым маревым свойственны колючие окончания ветвей, которые наблюдаются как у кустарниковых видов (например, в родах *ноэа* — Noaea, табл. 59, рагодия), так и у травянистых (*акроглохин* — Acroglochin, *телоксис* — Teloxis), или же колючие окончания листьев (у многих видов солянки, ежовника и других родов).

Среди пустынных полукустарничковых маревых, в том числе и у членистостебельных, часто наблюдается подушковидная форма роста. Плотные подушки образуют в пустынях Казахстана *тасбиюргун* (Nanophyton erinaceum) и *саксаульчик длиннոприцветниковый* (Arthrophytum longibracteatum), в песках Каракумов и Кызылкума — *саксаульчик Лемана* (A. lehmannianum), в каменистых пустынях Сахары — *фредолия аретиевидная* (Fredolia aretioides). Плоские лепешковидные или ковриковидные куртины образуют *биюргун* (Anabasis salsa), *камфоросма Лессинга* (Camphorosma lessingii), *саксаульчик бетпак-далинский* (Arthrophytum betpakdalense).

Листья маревых без прилистников, очень разнообразные по форме — от шиловидных и линейно-цилиндрических жестких до широких, овальных, мясистых, цельнокрайних, зубчатых, иногда неглубоко лопастных. Листорасположение как очередное (преобладающее), так и супротивное (особенно у членистостебельных маревых).

Корень большей частью стержневой, разветвленный, но у некоторых родов имеется тенденция к его разрастанию, утолщению и превращению в запасающий орган. Эта тенденция наиболее выражена у свеклы, что и было использовано человеком для выведения ее культурных сортов. Веретеновидные и клубневидные

Рис. 203. Габлиция тамусовидная (Hablitzia tamnoides): *1* — часть цветущего побега; *2* — плоды с околоцветником (один открывшийся с отпавшей крышечкой и выпавшим семенем, другой открывающийся); *3* — семя.

корни встречаются у видов *бассии* (Bassia), камфоросмы, мари, *сведы* (Suaeda). У лианы габлиции тамусовидной корень неправильно-клубневидный, бугорчатый.

Цветки у маревых мелкие, малозаметные, зеленые или желтые, одиночные или, чаще, в малоцветковых клубочках, собранные в колосовидные, кистевидные или метельчатые соцветия, иногда, как у некоторых марей (*мари белой* — Chenopodium album, *мари гигантской* — C. giganteum), очень крупные, обоеполые, полигамные, или однополые, безлепестные. Чашелистиков 5, иногда 3 или 4, реже 1—2, травянистых или несколько кожистых, свободных, реже более или менее сросшихся. Исключение составляет ирано-туранский род *антохламис* (Anthochlamys), у которого чашечка венчиковидная, белая или розовая. Иногда околоцветник и вовсе не развит, как у женских цветков мари, *терескена* (Ceratoides), *рогача* (Ceratocarpus), *шпината* (Spinacia) — цветков, заключенных в прицветники. По отцветании чашечка не опадает, остается неизмененной или же разрастается и становится то мясистой и даже сочной и окрашенной (например, у *жминды обыкновенной* — Chenopodium foliosum, табл. 58), то твердой, деревянистой (например, у *свеклы* — Beta, *галимокнемиса* — Halimocnemis), либо развивает различной формы и величины крылья, шипы, рожки.

Рис. 204. Саркобатус червелистный (Sarcobatus vermiculatus):

1 — ветвь с плодами и мужскими колосками; *2* — мужской колосок; *3* — плод.

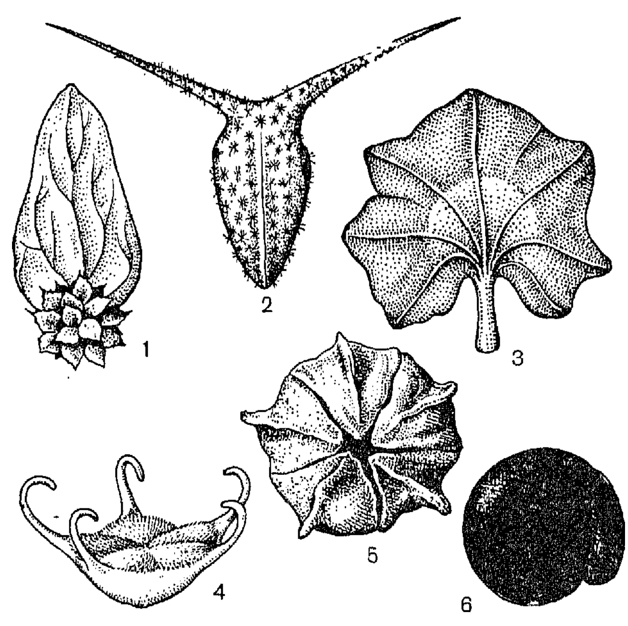


Рис. 205. Плоды и семена маревых:

1 — шпинат огородный (Spinacia oleracea) — соплодие; *2* — рогач песчаный (Ceratocarpus arenarius) — плод; *3* — лебеда вееро-плодная (Atriplex flabellum) — плод; *4* — бассия иссополистная (Bassia hyssopifolia) — плод; *5—6* — марь белая (Chenopodium album) — плод (*5*) и семя (*6*).

Тычинок обычно столько же, сколько и чашелистиков, и они всегда противостоят им. Реже тычинки в меньшем числе и даже одна, как у рогача и некоторых видов *верблюдки* (Corispermum), *петросимонии* (Petrosimonia). Нити тычинок свободные или сросшиеся при основании, образующие подпестичный диск. Пыльники нередко бывают ярко окрашенными (желтыми, красными, розовыми) и довольно крупными. Когда они при полном цветении сильно выставляются из околоцветника, то создают иллюзию окрашенного цветка. У некоторых маревых они снабжены на верхушке придатками различной формы, иногда пузыревидно вздутыми и более крупными, чем пыльники, ярко окрашенными (розовыми, белыми, желтыми), создающими такой же эффект. Цветки маревых могут быть и обоеполыми и раздельнополыми даже на одном и том же растении, и в таком случае верхние цветки в соцветии мужские, а нижние женские, но растения могут быть и двудомными и полигамными. Своеобразно устроено мужское соцветие у эндемичного североамериканского рода *саркобатус* (Sarcobatus, рис. 204), стоящего особняком в семействе маревых: тычинки с очень короткими нитями и без околоцветника, без особого порядка распределены под грибовидными щитками, образующими довольно плотное верхушечное колосовидное соцветие. Женские цветки одиночные, пазушные, со спайнолистным околоцветником, почти полностью сросшимся с завязью и при плодах развивающим широкое складчатое кольцевое крыло.

Гинецей обычно из 2, реже 3—4 или даже 5 плодолистиков, со свободными или более или менее сросшимися столбиками. Завязь верхняя или редко полунижняя (свекла) с одним базальным семязачатком. Плод нераскрывающийся, с пленчатым околоплодником, большей частью окруженный остающейся чашечкой и вместе с ней опадающий. Редко околоплодник мясистый, сочный и тогда плод ягодовидный, как у австралийской рагодии, или, напротив, твердеющий и тогда плод открывающийся крышечкой, как у свеклы и габлиции. У солянки, саксаула, ежовника и других, близких к ним родов, околоцветник ко времени созревания плода развивает по периметру широкие, заходящие друг за друга полупрозрачные крыловидные придатки, то бесцветные, то окрашенные в различные яркие цвета — золотисто-желтые, лимонно-желтые, оранжевые, малиново-красные, дымчатые и т. п. И в этот период названные растения очень красивы, при массовом развитии они создают яркие аспекты. Таким образом невзрачность цветков у многих маревых компенсируется красочностью плодов. У некоторых родов (*ко-*

хии — Kochia, *кириловии* — Kirilowia, *лондезии* — Londesia) околоцветник покрыт длинными спутанными белыми волосками и плоды тогда выглядят шерстистыми клубочками в пазухах листьев. У лебеды, рогача, шпината в образовании плода участвуют прицветнички, часто срастающиеся частично или полностью и сильно разрастающиеся, как, например, у *лебеды монетоплодной* (Atriplex moneta) или *лебеды вееро-плодной* (A. flabellum, рис. 205). Иногда благодаря срастанию между собой околоцветников в соцветии, как у свеклы, или прицветничков, как у шпината, образуются соплодия (рис. 205).

Многим сорным и рудеральным маревым (мари, лебеде, *аксирис* — Axyris) свойственны гетерофлория и гетерокарпия и связанная с ними гетероспермия (разносемянность). Например, у *лебеды садовой* (Atriplex hortensis) женские цветки двух форм: с пятичленным околоцветником и без околоцветника, скрытые в двух свободных, при плодах разрастающихся прицветничках. Соответственно плоды двух родов: в первом случае мелкие, диаметром 1—2 мм, горизонтальные, с бородавчатой оболочкой и черными, блестящими, сильно выпуклыми семенами; во втором — крупные, диаметром 3—4,5 мм, вертикальные, с гладкой пленчатой оболочкой и почти плоскими оливковыми тусклыми семенами. Иногда бывает и большее разнообразие семян.

Для систематики маревых большое значение имеет форма покрывающих их волосков, поскольку она характерна для целых таксономических групп внутри семейства. Так, мари, лебеде и близким к ним родам присущи воздухоносные пузыревидные волоски (отчего листья и ветви этих растений имеют мучнистый или серебристый покров); камфоросме, солянке и близким родам — членистые и часто зазубренные длинные волоски; *верблюдке* (Corispermum) и родственным родам — ветвистые волоски; группе терескеновых (терескен, рогач, аксирис и др.) — звездчатые волоски, часто с длинным лучом в центре; родам петросимония и *офайстон* (Ofaiston) — двуконечные (мальпигиевые) волоски; группе солянок, близких к *солянке почечконосной* (Salsola gemmascens), — двуконечные прозрачные чешуйки.

В семействе насчитывается немногим более 100 родов и около 1500 видов. Семейство маревых довольно четко разделяется на два подсемейства: маревых (Chenopodioideae), у всех видов которого семена имеют кольцевидно согнутый зародыш и развитый эндосперм, и солянковых (Salsoloideae), у которых зародыш закручен в спираль и эндосперм не развит. Эти два подсемейства далее подразделяются на несколько групп, в отношении таксономического ранга и границ которых мнения различных систематиков расходятся. Более или менее признанными можно считать следующие 8 триб.

К подсемейству маревых относятся 5 триб: хруплявниковые (Polycnemeae), свекловые (Beteae), маревые (Chenopodieae), верблюдковые (Corispermeae) и солеросовые (Salicornieae); подсемейство солянковых включает 3 трибы: саркобатовые (Sarcobateae), сведовые (Suaedeae) и солянковые (Salsoleae).

Наиболее крупными родами являются марь (около 250 видов), лебеда (около 220), солянка (свыше 200) и сведа (до 100); 42 рода монотипны, т. е. содержат по одному виду. Большинство родов (42) и видов (свыше 850) относятся к трибе маревых. Далее следуют солянковые (около 30 родов и 350 видов), сведовые (5 родов и около 100 видов) и солеросовые (12 родов и более 60 видов). Остальные 4 трибы насчитывают от 1 до 5 родов каждая и около 30 видов все вместе.

Маревые распространены по всему земному шару от полярной зоны до тропиков. Ряд родов — марь, лебеда, кохия, солерос, *артрокнемум* (Arthrocnemum) и сведа — представлен на всех континентах — в Евразии, Северной и Южной Америке, Африке и Австралии. Это говорит о том, что семейство маревых сформировалось в основном еще тогда, когда между континентами сохранялась непосредственная связь, следовательно, не позднее начала мелового периода. Однако достоверные следы маревых известны лишь с третичного периода.

Существуют 7 главных областей распространения, многообразия и эндемизма маревых:

1) низменные пустынные территории Австралии, особенно ее южной части. Это область наибольшего богатства и разнообразия маревых. Эндемизм здесь достигает 92% (из 130 зарегистрированных видов 120 — эндемики). 20 родов встречаются только в Австралийской области;

2) пустынные и засоленные прибрежные территории Средиземного моря, включая пустыни Северной Африки. Здесь можно насчитать 15 эндемичных родов. Род свекла свойствен этой области;

3) пустыни и степи Передней и Средней Азии имеют 16 «своих» родов;

4) пустыни Центральной Азии. Здесь маревые играют ведущую роль в растительном покрове, многие из них определяют ландшафты пустынных территорий и около 10 родов специфичны для этой области.

Три последние перечисленные области непосредственно прилегают друг к другу, тесно связаны и имеют много общих родов;

5) пустыни и прерии Северной Америки. Этой области присущ настолько своеобразный род

Рис. 206. Маревые.

Кумарчик колючий (Agriophyllum pungens): *1* — часть растения; *2* — плод. Солерос европейский (Salicornia europaea): *3* — общий вид растения; *4* — цветок.

саркобатус (2 вида), что его выделяют в особую трибу. Кроме того, еще 8 родов эндемичны;

6) пустыни и пампа Южной Америки. Отсюда известны 3 эндемичных и 2 общеамериканских рода и множество эндемичных видов мари и лебеды;

7) Южная и Юго-Западная Африка. Здесь в пустынях Намиб и Карру распространен особый род из лебедовых — *экзомис* (Exomis) — и целый ряд эндемичных видов солянки, а также род *хенолея* (Chenolea), присущий и пустынным районам Южной Африки.

Как видно из перечисления основных районов распространения маревых, это обитатели аридных и сильно засоленных территорий. Действительно, за исключением сорных и рудеральных растений, это преимущественно ярко выраженные ксерофиты и классические галофиты, живущие часто в условиях крайней сухости и чрезвычайного засоления почвы, которых уже не выносят никакие другие растения. Например, *ильиния Регеля* (Iljinia regelii) из солянковых является единственным обитателем выжженных солнцем и сильно загипсованных каменисто-щебнистых делювиальных шлейфов гор в Западной Гоби, где осадков выпадает до 40 мм, и то не каждый год. Там же, в Гоби, встречается полукустарничек из солянковых *симпегма Регеля* (Sympegma regelii), который растет на совершенно голых, черных от пустынного загара скалах сопок и предгорий.

Соляноколосник каспийский (Halostachys caspica) и *сарсазан* (Halocnemum strobilaceum) из солеросовых растут на пухлых и мокрых солончаках, где соль выступает в кристаллах большими белыми пятнами и ничто другое уже расти не может, а *солерос европейский* (Salicornia europaea, рис. 206) часто растет прямо в концентрированном соленом растворе по закраинам соленых озер. Как победители в борьбе за существование в экстремальных условиях сухости и засоленности почвы, сильного перегрева, резких суточных колебаний температуры, интенсивной инсоляции, иссушающих сильных ветров, многие маревые являются эдификаторами в пустынях.

На так называемых «черных землях» юго-востока европейской части нашей страны и в пустынях Казахстана широко распространены солянково-полынные пустыни, где наравне с полынями выступают или биюргун, или *итсегек* (Anabasis aphylla, табл. 58), или тасбиюргун, или *камфоросма монпельенская* (Camphorosma monspeliacum). Аналогичные солянково-полынные пустыни развиты в Северной Америке на юге США, где партнерами полыни трехзубчатой выступают или *кохия одетая* (Kochia vestita), или *лебеда скученнолистная* (Atriplex confertifolia), или *саркобатус червелистный* (Sarcobatus vermiculatus), в зависимости от формы и степени засоленности и влажности почвы. В Северной Африке подобные пустыни образуют полынь белотравная и *ежовник членистый* (A. articulata), а также лебеда.

В пустынях маревые часто завоевывают уже полное господство, образуя чистые сообщества или доминируя в смешанных. Вспомним, например, знаменитые саксауловые леса в песчаных пустынях нашей Средней Азии и Казахстана, Передней и Центральной Азии, а также низкорослые разреженные саксаульники в щебнистых пустынях Гоби (карта 17).

Широкое распространение имеют пустыни с жестко- и колючекустарничковыми маревыми. В Северной Африке они слагаются *хенолеоидесом арабским* (Chenoleoides arabica), *солянкой четырехугольной* (Salsola tetragona), *лебедой настоящей* (Atriplex halimus) с участием крупного однолетника — *бассии колючковой* (Bassia muricata). В Бетпак-Дала и пустынях Восточного Казахстана это боялычники, где господствуют *солянка деревцевидная*, или *боялыч* (Salsola arbuscula), либо *солянка боялычевидная* (S. arbusculiformis). В Центральной Азии такие же сообщества на больших площадях образуют *солянка лиственницелистная* (S. laricifolia) и тот же боялыч. В пустынях Австралии (на северо-востоке и юге) подобные сообщества слагают *лебеда пузырчатая* (Atriplex vesicaria) и виды кохии. В Северной Африке, в алжирской щебнистой пус-

тыне, где к неистовому солнцу и страшной сухости присоединяется постоянный сильный ветер, полукустарничек фредолия аретиевидная, близкий к роду ежовник, образует низкие плотные подушки диаметром до 120 см, которые на огромных пространствах создают своеобразный мрачный ландшафт. Аналогичные подушечники на юге Африки, в суровых пустынях Карру и Намиб, создают виды солянки.

Маревые — основные обитатели мокрых и пухлых солончаков по морским побережьям и по берегам временных и постоянных соленых внутриконтинентальных озер. Это безлистные суккуленты из трибы солеросовых и многочисленные также суккулентные сведы.

Широчайше распространен сарсазан, образующий огромные, плоские, ярко-зеленые подушки-куртины на влажных и пухлых солончаках Средиземноморья от Марокко и Испании до Передней и Средней Азии, в Центральной Азии от Казахстана до подножия Наньшаня. Выше уже упоминался соляноколосник, очень характерный для пухлых и мокрых солончаков равнин Передней и Средней Азии и Казахстана. Он растет довольно крупными кустами, большими зарослями, чистыми или с участием тамариска. В Северной Америке подобные заросли на влажных и мокрых солончаках создают *алленрольфея западная* (Allenrolfea occidentalis), а в Австралии — *артрокнемум деревцевидный* (Arthrocnemum arbuscula) и *артрокнемум сарсазановидный* (A. halocnemoides), *пахикорния тонкая* (Pachycornia tenuis).

На влажных морских побережьях Евразии широко распространены сообщества *артрокнемума сизого* (Arthrocnemum glaucum), *солероса кустарникового* (Salicornia fruticosa) и солероса европейского с участием *лебеды прибрежной* (Atriplex litoralis) и *лебеды красивоплодной* (A. calotheca), а в Австралии соответственно артрокнемума сарсазановидного, артрокнемума деревцевидного, *солероса южного* (Salicornia australis) и *солероса деревцевидного* (S. arbuscula), с участием *лебеды болотной* (Atriplex paludosa) и *лебеды ножкоплодной* (A. stipitata).

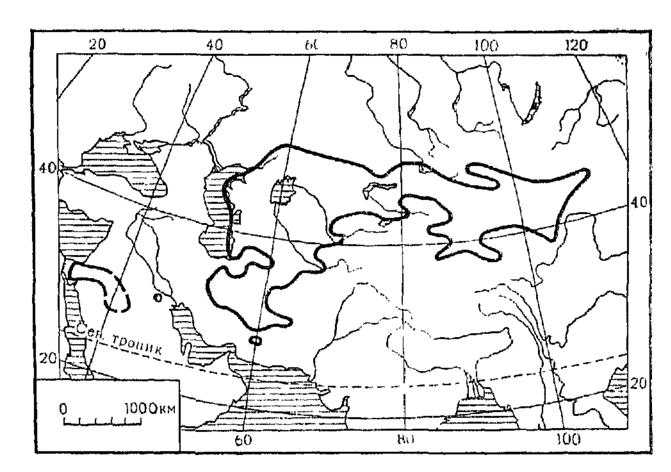
Многим, наверное, знаком вид мелких озер в степной и пустынной зоне нашей страны, окольцованных в начале лета изумрудно-зеленой полосой, а в конце лета — ярко-багряной или бордовой. Эта полоса образована однолетними суккулентными сведами, в массе развивающимися на сильно просоленной отлогой закраине озер, где из-за интенсивного испарения воды соль концентрируется в поверхностном слое почвы.

Произрастая в условиях постоянной почвенной и атмосферной сухости пустынь и степей или в условиях физиологической сухости засоленных почв и солончаков озерных и морских побережий, маревые обладают целым рядом специфических приспособлений. Это прежде всего очень высокое осмотическое давление в клетках их тканей. Клеточный сок у большинства маревых содержит такое большое количество растворенных солей, что зола многих из них издавна служила источником соды и поташа для местного населения и даже для промышленного использования. Многие маревые при этом являются и ярко выраженными суккулентами, как поташники, солеросы, сведы, *галогетон* (Halogeton), некоторые солянки, ежовники и др. У ряда маревых листья полностью редуцированы и ассимиляционную функцию выполняют зеленые ветви, как это особенно ярко выражено у саксаула. Этим достигается сильное сокращение испаряющей поверхности.

Сокращению испарения и защите от солнечного перегрева служит и хорошо развитый покров из различной формы волосков на листьях и молодых веточках, о чем уже говорилось выше. Например, у *кокпека* (Atriplex cana), слагающего широко распространенные в пустынях Казахстана формации кокпечников, листья и молодые побеги серебристые от плотно покрывающих их чешуйчатых волосков, а у *бассии пушистолистной* (Bassia dasyphylla), обычного в Центральной Азии рудерального однолетника, все растение бело-пушистое от густых и длинных оттопыренных волосков.

Несомненно, как защита против иссушения выработалась и плотноподушковидная форма роста у ряда пустынных маревых, обитающих в крайне аридных условиях. Даже анатомическое строение осевых органов маревых, исключая трибу хруплявниковых, отличается большим своеобразием: сосудисто-волокнистые пучки у них расположены чередующимися кольцами, по типу однодольных древесных. Благодаря этому происходит быстрое одревеснение и образование перидермы даже у однолетников, и, например, крупный разросшийся экземпляр обыкновенного солероса легко принять за многолетнее растение. Эта особенность маревых также способствует их приспособлению к жизни в аридных условиях.

Поскольку маревые, за редким исключением,— растения открытых пространств, естественно, у них развито ветроопыление. Обеспечивается оно обычными способами — массой мелких открытых цветков, собранных в крупные и густые, чаще специализированные соцветия из тычиночных или пестичных цветков, или сильно выставляющимися тычинками и столбиками в случае обоеполых цветков, как



Карта 17. Ареал рода саксаул.

у большинства солянок. По-видимому, как специфическое приспособление для ветроопыления надо рассматривать крупные пузыревидные придатки пыльников у некоторых солянок с закрытыми цветками, вибрация которых на ветру обеспечивает вытряхивание пыльцы из пыльников. Вместе с тем у ряда маревых (*марь, свекла, ежовник*) в цветках развит нектароносный подпестичный диск и отмечено насекомоопыление. Насекомые посещают цветки маревых ради обильной пыльцы, а также ради мясистых придатков пыльников.

Гораздо разнообразнее у маревых приспособления для рассеивания семян. Здесь прежде всего нужно упомянуть так называемое перекати-поле, когда высохшие кусты крупных однолетников с загнутыми внутрь ветвями приобретают шаровидную форму, отламываются у самой корневой шейки и свободно перекатываются ветром на большие расстояния, по пути рассеивая зрелые плоды. Чаще всего такие перекати-поле в степной полосе нашей страны принадлежат *кураю* (Salsola australis), самой распространенной однолетней солянке. Перекати-поле образуют также *катун*, или *солянка холмовая* (S. collina), *кумарчик колючий* (Agriophyllum pungens, рис. 206), рогач, *лебеда розовая* (Atriplex rosea), *верблюдка повислая* (Corispermum declinatum), *марь остистая* (Chenopodium aristatum) и многие другие.

Для распространения ветром предназначены все легко опадающие плоды с различной формы крыловидными придатками у большинства видов трибы солянковых (солянка, саксаульчик, саксаул, ежовник, галогетон и др.), а также у кохии и родственных родов. У терескена, *пандерии* (Panderia), лондезии, кириловии парусность плодов обеспечивается пучками и клубками длинных волосков, которыми снабжены окружающие плод прицветнички или листочки околоцветника. У многих видов лебеды этой же цели служат дискообразные или веероводные легкие прицветнички.

У многих маревых плоды приспособлены для распространения их животными. Это осуществляется двумя путями: или они съедобные, или они цепляющиеся, либо накалывающиеся. У съедобных плодов околоцветник или околоплодник становится сочным, мясистым и часто ярко окрашенным, а семена имеют плотную кожуру, не перевариваются в кишечном тракте животного и рассеиваются вместе с экскрементами. Чаще всего такие плоды распространяются птицами. Примером их могут служить ярко-красные соплодия жминды. У цепляющихся плодов маревых на твердеющем околоцветнике развиваются тонкие крючковидные выросты, легко цепляющиеся за шерсть животных, как у *бассии иссополистной* (Bassia hyssopifolia, рис. 205). Накалывающиеся плоды имеют острые твердые шипы, вонзающиеся в кожный покров или копыта животных. В качестве примера можно назвать колючие соплодия дикого *шпината туркестанского* (Spinacia turkestanica), плоды рогача (рис. 205), у которых шипы развиваются на сомкнутых прицветничках, а также колючие плоды бассии пушистолистной, околоцветник которых снабжен тонкими шипами.

В жизни человека маревые имеют большое значение. Важнейшим растением из них является *свекла обыкновенная* (Beta vulgaris), прежде всего ее разновидность — сахарная свекла. В странах умеренного пояса она является основным источником получения сахара. Получены и введены в культуру высокоурожайные новые гибридные, три- и тетраплоидные сорта с очень большим содержанием сахара в корнях — до 25%. Существенную роль в нашем повседневном пищевом рационе играет как овощ и столовая свекла с множеством ее сортов. В больших масштабах культивируется также кормовая свекла, корни и ботва которой — прекрасный корм для скота. В странах Западной и Южной Европы, в США, Японии, Индии широко распространена как овощ еще листовая (шпинатная) свекла, или мангольд, очень богатая витаминами A, B и C и минеральными солями.

История происхождения культурной свеклы довольно сложна и запутана, но несомненно, что родоначальницей культурной свеклы была дикая прибрежно-морская свекла (*свекла морская* — B. vulgaris subsp. maritima) и поныне произрастающая на побережьях Южной и Западной Европы (на севере до Западной Швеции). Первоначально в культуре появилась листовая (шпинатная) свекла, или мангольд. Она была известна как культурное растение уже в Вавилонии и впервые упоминается в письменных источниках в VIII в. до н. э. Позднее

путем гибридизации ее с другими дикорастущими видами свеклы и селекции в культуре возникла столовая корнеплодная свекла. Кормовая свекла была выведена только в XVI в. в Германии и лишь в конце XVIII в. там же была открыта сахарная свекла. Однако способ получения сахара из нее и начало развития сахарной промышленности в Европе относится к 1800 г.

Всем известен как витаминоносный овощ *шпинат огородный* (Spinacia oleracea) — культурное растение, пришедшее к нам из Передней Азии в раннеисторическое время. Шпинат содержит значительное количество витаминов А, В и С, железа и фосфора; он очень богат белком (34% протеина от сухой массы; уступает лишь мясу) и поэтому является не только важным пищевым растением и диэтическим продуктом, но и укрепляющим средством при малокровии и истощении организма. Существует около двух десятков сортов культурного шпината, различающихся главным образом по форме (гладколистные и курчавые) и сочности листьев, а также по характеру олиственности стебля, времени цветения и т. д. В качестве шпината местное население в разных странах употребляет молодые листья многих дикорастущих маревых — мари белой, *марй зеленой* (Chenopodium viride), *мари городской* (C. urbicum), *мари прутьевидной* (C. virgatum), лебеды садовой, *лебеды копьевидной* (Atriplex hastata), лебеды настоящей, галогетона, видов сведы, солянки, солероса.

В Перу, Чили, Боливии и Колумбии туземное население с первобытных времен возделывает в качестве хлебного растения *киноа* (Chenopodium quinoa) — культурный вид местного происхождения. Это чрезвычайно высокоурожайная неприхотливая культура, которую можно возделывать в горах до 4000 м высоты над уровнем моря, где уже никакие другие пищевые растения вызревать не могут. Зерно (семена) киноа исключительно питательно: оно содержит около 19% белка (протеина), свыше 47% крахмала, 4,8% жира и витамин В. Правда, семена киноа, как почти всех маревых, содержат сапонин, горькие и перед использованием в пищу требуют основательного вымачивания. Из-за горечи киноа как хлебное растение не привилось в европейских странах, но теперь как кормовое растение для скота его возделывают в США и Южной Африке, в Шри-Ланке. Аналогично в Гималаях туземное население в качестве хлебного растения возделывает марь белую и *марь стенную* (C. murale), а также использует их дикие заросли. Вообще в Европе и Азии в голодные годы население неизменно прибегало к мари и лебеде, как суррогату крупы и хлеба. Недаром ходила пословица: «Не то беда, что не хлеб, а лебеда — нет хуже беды, когда ни хлеба, ни лебеды». Калмыки и монголы употребляли с той же целью семена кумарчика.

Многие маревые являются лекарственными растениями, применяют их и в народной медицине и в официальной. Из них прежде всего следует назвать южноамериканские ароматичные мари — *марь амброзиевидную* (Chenopodium ambrosioides) и *марь противоглистную* (C. anthelminticum), из семян которых получают эфирное масло, аскаридол, используемое как сильное глистогонное средство, а также в парфюмерии. Эти мари поэтому широко культивируются по всему свету, во многих странах одичали и стали почти космополитными сорными растениями. Сапонинсодержащие маревые имеют лекарственное действие как мочегонные, отхаркивающие, усиливающие сердечную деятельность и перистальтику кишечника, а также применяются против кожных заболеваний. Так, трава той же мари амброзиевидной известна как «мексиканский чай», используемый при простудных и желудочных заболеваниях. Подобным образом используют в разных странах и другие маревые. Как лекарственное растение, содержащее камфороподобное эфирное масло, применяют и камфоросму монпельенскую.

Распространенный в пустынях Северной Африки и у нас в Казахстане итсегек служит источником ценного препарата — инсектицида анабазин-сульфата, применяемого против сельскохозяйственных вредителей. Его производство налажено на базе естественных зарослей и плантаций итсегека в Южном Казахстане на специальном заводе в Чимкенте.

Ряд маревых используют в народных промыслах в качестве превосходных красителей для тканей и кож (марь белая — красная краска для кож, *марь зловонная* — Chenopodium vulvaria — стойкая желтая краска, лебеда садовая — синяя, заменитель индиго), пищевых красителей (для вин, масла и т. п.), дубителей (*бассия шерстистая* — Bassia eriophora — и некоторые солянки), в качестве источников получения соды и поташа.

Велика роль маревых как кормовых пастбищных растений в аридных областях многих государств с развитым отгонным животноводством — в Китае и Монголии, Австралии и США, Алжире, Египте, Тунисе, в странах Ближнего Востока и Передней Азии, у нас в Средней Азии и Казахстане. *Корнулака одноколючковая* (Cornulaca monacantha), *солянка вонючая* (Salsola baryosma), ежовник членистый, *траганум* (Traganum nudatum), бассия колючковая в Северной Африке и на Ближнем Востоке, биюргун, *ежовник коротколистный* (Anabasis brevifolia), *изень* (Kochia prostrata),

терескен, кокпек, *солянка воробьиная* (Salsola passerina) и другие виды солянок в Казахстане, Средней и Центральной Азии — излюбленный корм для верблюдов во все времена года, а для овец, коз и крупного рогатого скота в осенне-зимнее время (молодые растения для них ядовиты). В пустынных районах Австралии кустарничковые виды лебеды и рагодии — единственный корм для овец.

В последнее время ряд однолетних и многолетних маревых все шире вводится в культуру для создания искусственных и улучшения естественных пастбищ в засушливых районах ряда стран. Всем известный саксаул — легендарное дерево песчаных пустынь — не столь значим как топливо, сколько как закрепитель песков и основа долговременных пастбищ в песчаных пустынях Средней Азии. С этой целью его ежегодно высевают с самолетов на тысячах гектаров сыпучих песков, так же как и крупнокустарниковые солянки — *солянку Рихтера* (Salsola richteri, табл. 59) и *солянку Палецкого* (S. paletzkiana).

Все интенсивнее вводятся в культуру кустарниковые и полукустарниковые маревые как засухо- и солеустойчивые кормовые растения для пустынных пастбищ. В Средней Азии в больших масштабах культивируется изень, уже получившая широкое признание как пастбищное кормовое растение и интродуцированная в Аргентину, США, Египет. Австралийские виды лебеды — *лебеда монетная* (Atriplex nummularia), *лебеда карликовая* (A. pumilio), *лебеда полуприцветниковая* (A. semibracteata) и средиземноморская *лебеда настоящая* (A. halimus) — культивируются в Австралии, Израиле, Эфиопии, Южной Африке, США. С этой же целью в США испытываются и вводятся в культуру местные виды лебеды (Atriplex canescens, A. halimoides, A. leptocarpa, A. vesicaria). Особенно высокие кормовые достоинства обнаружены у австралийской лебеды монетной, и она интродуцирована теперь в Северную и Южную Африку, Южную Америку, Израиль. В Тунисе местная лебеда настоящая выращивается как кормовое сенокосное растение на тысячах гектаров и ее посевы расширяются с каждым годом.

Среди маревых мало растений, используемых в качестве декоративных. Пожалуй, наибольшее распространение получила разновидность обычной *кохии веничной* (Kochia scoparia var. trichophylla) с плотным кустом и яркой зеленью для клумб и как горшечное комнатное растение. В качестве ампельного настенного декоративного растения используется травянистая лиана габлиция тамусовидная. Далее можно упомянуть культивируемые садовые пестролистные формы *мари багрянистой* (Chenopodium purpurascens) и лебеды садовой, а также киноа, имеющую крупные малиново-красные соцветия, и жминду с ярко-красными соплодиями.

Вначале уже упоминалось, что ряд маревых, особенно марь и лебеда, входят в число самых распространенных и зловредных сорняков полей, садов и огородов — сорняков, трудно искоренимых. Этому способствуют две биологические особенности мари и лебеды: колоссальное количество производимых одним растением семян и их разнокачественность. Например, на плодородной почве обыкновенная марь белая развивает куст высотой до 2 м и в обхвате до 4 м и приносит более 100 000 семян. При этом на одном и том же растении образуются семена трех видов: 1) крупные, плоские, коричневые, прорастающие при высеве через 3 дня; 2) более мелкие, с толстой оболочкой, линзовидные черные, прорастающие на второй год, и 3) очень мелкие, почти круглые, черные, прорастающие при благоприятных условиях лишь на третий год, но сохраняющие всхожесть много лет. К тому же марь — растение необыкновенно выносливое и распространено по всему свету от полярного круга до тропиков; проростки ее легко выдерживают весенние заморозки до —6 °С, быстро растут. Подобными качествами обладают и многие другие сорные маревые, поэтому бороться с ними очень трудно.

ПОРЯДОК ГРЕЧИШНЫЕ (POLYGONALES)

СЕМЕЙСТВО ГРЕЧИШНЫЕ (POLYGONACEAE)

Семейство гречишных (около 30 родов и 800 видов) широко распространено почти по всему земному шару, но особенно многочисленны гречишные в северной умеренной зоне. Чаще всего это однолетние или многолетние травы, реже кустарники, деревья или лианы. Листья цельные, реже разделены на доли (у некоторых ревеней и щавелей), очередные, но иногда мутовчатые (у птеростегий). Характерная черта семейства — наличие сросшихся прилистников — раструбов.

Мелкие цветки гречишных в верхушечных соцветиях, обычно обоеполые, реже однополые (у двудомных щавелей), имеют трехчленный, реже двух- или пятичленный (оксирия) план строения. Простой околоцветник состоит из 3—6 зеленых, белых или красных долей, остаю-

щихся и часто видоизменяющихся при плодах. Тычинки в числе 6—9 расположены в 2 круга, причем во внутреннем круге они часто исчезают, а в наружном их число удваивается. Оболочка пыльцевых зерен обычно трехбороздно-поровая, реже многобороздно-поровая, многобороздная или многопоровая. Гинецей обычно из 3, реже из 2—4 плодолистиков со свободными или более или менее сросшимися столбиками. Завязь верхняя, одногнездная, с одним ортотропным базальным семязачатком, сидящим на более или менее ясно выраженной ножке, соответствующей редуцированной центральной колонке. Такой тип строения завязи является отличительной чертой семейства. Плод ореховидный с числом граней, соответствующим числу плодолистиков. Семена с согнутым или прямым зародышем, в отличие от представителей порядка Caryophyllales, окруженным обильным эндоспермом.

По строению эндосперма и циклическому или нециклическому расположению околоцветника семейство гречишных делится на 3 подсемейства: щавелевые (Rumicoideae) с циклическим цветком и неруминированным эндоспермом, гречишные (Polygonoideae) с нециклическим цветком и неруминированным эндоспермом и кокколобовые (Coccoloboideae) обычно с нециклическим околоцветником и руминированным эндоспермом.

Подсемейство щавелевых включает очень различные по морфологии и географии роды: единственный среди гречишных род, представители которого лишены сросшихся прилистников,— *эриогонум* (Eriogonum) из западных районов Северной Америки и Мексики, эндемичный калифорнийский род *птеростегия* (Pterostegia), арктоальпийские монотипные роды *оксирия* (Oxyria) и *кенигия* (Koenigia), встречающиеся в тундрах северного полушария и в альпийском поясе горных хребтов Азии и Европы, монотипный и, по-видимому, очень древний род *эмекс* (Emex), имеющий дизъюнктивный ареал (Южная Европа, Южная Африка и Австралия), центральноазиатский род *ревень* (Rheum) и распространенный на всех континентах род *щавель* (Rumex).

Подсемейство гречишных (табл. 60, 61) включает роды *курчавка* (Atraphaxis) и *джузгун* (Calligonum), встречающиеся в Центральной и Средней Азии и в Северной Африке, эндемичный род Ирана и юга Средней Азии *птеропирум* (Pteropyrum), североамериканский род *полигонелла* (Polygonella) и самый крупный род в семействе (около 300 видов) *горец* (Polygonum), имеющий космополитное распространение. К роду горец примыкает азиатский род *гречиха* (Fagopyrum).

Роды третьего подсемейства кокколобовых представлены невысокими деревьями и кустарниками, распространенными в тропических и субтропических областях Центральной (*брунниния* — Brunnichia) и Южной (*кокколоба* — Coccoloba, *триплярис* — Triplaris) Америки, а *мюленбекия* (Muehlenbeckia) встречается также в Австралии и Новой Зеландии. У *мюленбекии плосковеточной* (M. platyclados) с Соломоновых островов роль листьев выполняют уплощенные членистые лентовидные побеги (филлокладодии). Иногда он выделяется в отдельный род *гомокладиум* (Homocladium).

Флора СССР насчитывает 9 родов гречишных, из которых наиболее широко представлены горцы, щавели, джузгуны, курчавки и ревени.

Гречишные произрастают в самых разнообразных экологических условиях. В горах они поднимаются до альпийского пояса, например *ревень благородный* (Rheum nobile), который обитает в Восточных Гималаях на высоте 5100 м над уровнем моря. В холодных арктических пустынях встречается однолетняя *кенигия исландская* (Koenigia islandica). В пустынях Азии джузгуны произрастают на слабозакрепленных песках, а *горец морской* (Polygonum maritimum) и *спорыш* (P. aviculare) принимают участие в зарастании песчаных дюн. Примером приспособления растений к крайне засушливым условиям жизни может служить род джузгун, у видов которого листья редуцированы и их роль выполняют ассимилирующие побеги, частично опадающие после созревания плодов. Некоторые горцы являются водными растениями. Например, в тропических водоемах плавающие острова образованы *горцом бородатым* (P. barbatum), а *горец земноводный* (P. amphibium) встречается как в воде, так и на влажных почвах.

В семействе гречишных известно ветро- и насекомоопыление. Цветки многих видов щавеля приспособлены к опылению ветром. Они располагаются на довольно длинных цветоножках, легко раскачиваются при порывах ветра, а крупные перистые рыльца хорошо улавливают пыльцу. У энтомофильных представителей семейства, например у ревеней и горцов, рыльца обычно головчатые. В цветках гречишных насекомых привлекает нектар, который выделяют нектарники, расположенные у оснований тычинок, иногда в цветках имеются нектароносные диски. Опылителями являются насекомые с коротким хоботком, главным образом пчелы и мухи.

Более успешному перекрестному опылению у некоторых гречишных способствует явление разностолбчатости. Так, *гречиха посевная* (Fagopyrum esculentum) имеет цветки двух типов: короткостолбчатые, у которых тычинки длиннее столбиков, и длинностолбчатые, у которых тычинки короче столбиков, при этом в одном

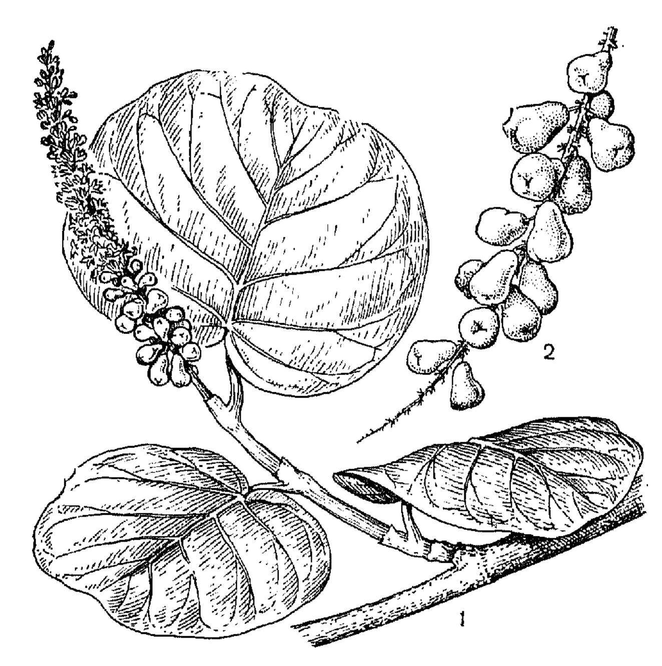


Рис. 207. Кокколоба ягодоносная (Coccoloba uvifera): 1 — побег; 2 — плоды.

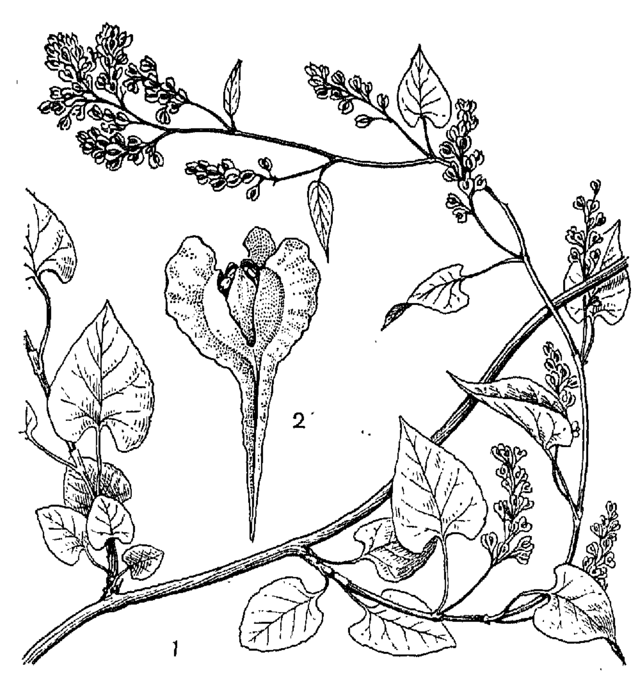


Рис. 208. Горец бальджуанский (Polygonum baldshuanicum):
1 — общий вид растения; 2 — цветок.

цветке тычинки и рыльца созревают в разное время.

Пыльцевые зерна гречишных разнообразны. Трехбороздно-поровые толстостенные пыльцевые зерна, как у рода эриогонум, являются исходным типом, от которого происходят остальные. Различаются два направления развития пыльцевых зерен в зависимости от способа опыления. Пыльцевые зерна ветроопыляемых родов, таких, как щавель, ревень, мюленбекия, тонкостенные, борозды на них редуцированы до тонких желобков. Противоположная линия развития наблюдается у энтомофильных родов, например, у рода горец; у них обычно наружная оболочка пыльцевого зерна сложена высокими вертикальными гребнями, анастомозирующими между собой, борозды при этом отсутствуют, а число пор увеличивается.

Для большинства гречишных характерно обильное цветение и плодоношение. Плоды обычно распространяются ветром, чему способствуют различные приспособления. Например, плоды *джузгуна безлистного* (Calligonum aphyllum) несут 5 широких крыловидных выростов, так что они хорошо приспособлены к переносу ветром по поверхности песка. Некоторые виды джузгуна, например *джузгун — голова медузы* (C. caput-medusae), имеют на плодах много радиально расположенных тонких выростов, разветвленных на концах, поэтому такой плод в целом представляет собой легкий упругий шарик, и скорость его передвижения по поверхности песка лишь немного уступает скорости ветра (табл. 62).

У южноамериканского рода триплярис доли околоцветника при плодах удлиняются и образуют крылья, способствующие распространению плодов ветром. У многих видов щавеля три внутренние доли околоцветника сильно разрастаются к моменту плодоношения и окружают плод, не прирастая к нему. Плоды щавелей хорошо плавают, так как на околоцветнике обычно развиваются особые вздутия — желвачки — из губчатой паренхимной ткани. Плоды некоторых видов щавеля опадают зимой и переносятся ветром по снегу.

Иногда плоды гречишных распространяются животными. Например, плоды сорных растений, таких, как *щавелек* (Rumex acetosella) и спорыш, разносятся вместе с грязью, прилипшей к ногам домашних животных. Околоцветник тропического дерева кокколоба при плодах становится мясистым и окрашенным и служит приманкой для птиц, которые разносят плоды. Семена *горца головчатого* (Polygonum capitatum), придатки которых богаты жирным маслом, разносятся муравьями.

У гречишных известно не только семенное, но и вегетативное размножение. *Горец живоро-*

дящий (P. viviparum), обитающий в арктических и горных областях, размножается преимущественно вегетативным путем, так как климатические условия неблагоприятны для образования плодов из-за большой влажности и низких температур. Размножение осуществляется посредством выводковых почек, которые располагаются в нижней части соцветия. Попадая в землю, они дают начало новым растениям.

Виды семейства гречишных характеризуются наличием во всех частях растений, особенно в подземных органах, дубильных веществ, что объясняет их применение в качестве хороших дубителей. Наиболее известны следующие танидоносы: все виды ревеня, некоторые горцы — *таран дубильный* (Polygonum coriarium), *горец гиссарский* (P. hissaricum), *горец альпийский* (P. alpinum) и др. Из щавелей в этом отношении наиболее известен *канегр* (Rumex hymenosepalus) родом с юго-запада Северной Америки и из Мексики, содержащий до 35% танидов. Хорошими танидоносами являются и другие виды щавеля, особенно перспективны *щавель тяньшанский* (R. tianschanicus) и *щавель пирамидальный* (R. thyrsiflorus).

Среди гречишных есть ценные пищевые растения. Широкоизвестной крупяной культурой является гречиха посевная родом из Гималаев, где она была введена в культуру более 4000 лет назад. Плоды гречихи дают крупу — высококалорийный продукт, который содержит ценные для организма человека белки, углеводы, жиры, органические кислоты, витамины. Из гречихи промышленным способом получают рутин, который назначают при атеросклерозе и гипертонии. Особый интерес представляет аутотетраплоидная гречиха ($2n=32$), полученная В. В. Сахаровым в 40-х годах. Растения отличаются мощностью, большим объемом и массой семян. В СССР гречиху сеют повсюду в нечерноземной зоне, причем площадь этих посевов, равная 15 млн. га, составляет не менее половины мирового посева. Среди гречишных есть ценные медоносы: гречиха, *горец змеиный* (Polygonum bistorta) и др. Гречишный мед имеет тонкий вкус и темно-коричневый цвет.

Некоторые виды ревеня введены в культуру из-за съедобных мясистых черешков прикорневых листьев, содержащих лимонную и яблочные кислоты. Из ревеня готовят компоты, кисели, варенье, вино и пр. Молодые листья щавелей употребляют в пищу, они содержат витамины A и C, богаты железом и калием. Некоторые виды щавеля культивируются. В пищу используют также плоды *кокколобы ягодоносной* (Coccoloba uvifera, рис. 207), которую культивируют в тропической Америке как плодовое и декоративное растение.

Большинство гречишных из-за большого содержания дубильных веществ и щавелевой кислоты плохо поедается скотом. Наблюдались случаи отравления щавельком овец и лошадей, а поедание коровами щавеля способствует быстрому скисанию молока.

Лекарственные свойства гречишных известны с глубокой древности. С давних времен в народной медицине употребляли, а в настоящее время имеет большее применение китайско-тибетский *ревень тангутский* (Rheum palmatum var. tanguticum), который используют как слабительное средство наряду с другими видами — *ревенем волнистым* (R. undulatum), *ревенем плотным* (R. compactum) и др.; из ревеней готовят препарат хризорбин для лечения кожных заболеваний. Ценное противоцинготное средство получают из черешков листьев *ревеня волнистого* (R. undulatum), их ткани содержат витамины C, E, B_2 и каротин.

Среди гречишных есть также красильные растения. *Горец красильный* (Polygonum tinctorium) дает 4—5% индиго, корень спорыша также дает синюю краску. Желтую краску получают из корней *щавеля конского* (Rumex confertus), краску горчичного цвета — из щавеля канегра. В бассейне реки Конго (Заир) культивируют *щавель абиссинский* (R. abyssinicus), дающий красную краску.

Как декоративные растения используют *гречиху сахалинскую* (Polygonum sachalinense) и *гречиху остролистную*, или *японскую* (P. cuspidatum), они имеют красивые крупные листья и высокие стебли (4—4,5 м). Декоративны многие виды джузгуна с ярко окрашенными ажурными плодами, курчавки и многолетняя лиана *горец бальджуанский* (P. baldshuanicum, рис. 208), а также некоторые виды ревеня.

ПОРЯДОК ПЛЮМБАГОВЫЕ (PLUMBAGINALES)

СЕМЕЙСТВО ПЛЮМБАГОВЫЕ (PLUMBAGINACEAE)

Семейство плюмбаговых в русской литературе нередко носит название «свинчатковые». Оно появилось из-за неверного перевода родового названия Plumbago как «свинчатка». Название Plumbago действительно произведено от латинского слова «plumbum», но последнее в этом случае обозначало не «свинец», а название одной из глазных болезней.

В семействе плюмбаговых обычно выделяют две, иногда три группы родов — трибы, или подсемейства; некоторые ботаники считают,

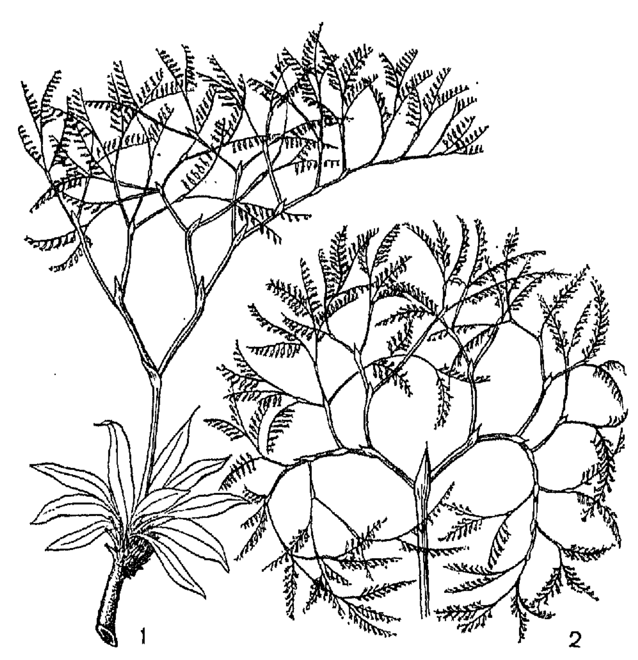


Рис. 209. Гониолимон татарский (Goniolimon tataricum):
1 — растение во время цветения; *2* — растение в плодах.

что это самостоятельные семейства. Здесь характеристика семейства плюмбаговых дана для его широкого объема, соответствующего объему порядка.

Среди плюмбаговых известны субтропические и тропические мезофильные лесные травы с прямостоящими или лазящими, лиановидными облиственными стеблями — виды рода *плюмбаго* (Plumbago); своеобразные горные трагантовые ксерофиты, растущие в виде колючих подушек, похожих на огромных ежей,— виды рода *акантолимон* (Acantholimon, табл. 63); много типичных галофитов, растений засоленных побережий морей и озер в аридных областях земли, куда относятся главным образом многочисленные виды рода *кермек* (Limonium), у которых листья обычно собраны в прикорневую розетку, а стебли превращены в безлистные цветоносы; есть среди плюмбаговых и растения арктических и антарктических тундр и гор умеренных зон — виды рода *армерия* (Armeria), цветоносы которых заканчиваются лилово-розовыми, очень эффектными во время цветения шаровидными соцветиями. Интересна форма перекати-поле, к которой относятся некоторые степные и полупустынные виды родов кермек и *гониолимон* (Goniolimon, рис. 209). Ко времени созревания плодов ветви соцветия у представителей этих родов отгибаются кнаружи (вниз) и все соцветие превращается в рыхлое шаровидное образование. Цветонос у основания легко отламывается и «соцветие—шар» переносится ветром, что способствует распространению семян.

Большинство плюмбаговых — многолетние растения: травы с сильно развитым многолетним корнем, полукустарники и полукустарнички с частично отмирающими в неблагоприятные периоды года однолетними побегами, упоминавшиеся уже выше трагантовые ксерофитные кустарнички, а иногда и кустарники. Очень интересны тропические кустарники из рода *эгиалитис* (Aegialitis), встречающиеся в болотистых мангровых зарослях на отлогих побережьях Индийского и Тихого океанов от Бенгальского залива до Северной Австралии, включая и знаменитый Большой Барьерный риф. Это — типичные представители мангровых галофитов, растений, живущих в зоне морских приливов и переносящих периодические затопления соленой морской водой и постоянную засоленность почвы.

Известны в семействе и немногие однолетние виды, например единственный вид монотипного рода *плюмбагелла* (Plumbagella) и виды рода *псилиостахис* (Psylliostachys), очень декоративные весенние растения с ярко-розовыми цветками в оригинальных соцветиях, давно взятые в культуру.

В семействе плюмбаговых в настоящее время насчитывается около 20 родов и более 600 видов.

Наиболее крупные роды — акантолимон, вероятно, не менее 250 видов, сосредоточенных главным образом в Передней и Средней Азии (табл. 63), кермек — не менее 200 видов, обитающих на всех континентах, особенно много их в Средиземноморье, армерия — около 70 видов, встречающихся главным образом в Западном Средиземноморье, а также в умеренной и арктической зонах Евразии и Северной Америки, в Андах, на юг до Огненной Земли и Фолклендских островов; гониолимон — 20—25 видов, распространенных от Западного Средиземноморья до Причерноморья, Казахстана, Средней Азии, Южной Сибири и Монголии, плюмбаго — пантропический род примерно с 20 видами, *цератостигма* (Ceratostigma) — около 10 преимущественно горных видов, распространенных от Восточной Азии до Восточной Африки.

Листья у плюмбаговых очередные, простые и чаще цельные, прилистники отсутствуют.

Цветки у плюмбаговых (рис. 210) некрупные, чаще мелкие, обоеполые, пятичленные, большей частью в одно- —многоцветковых колосках с бо́льшим или меньшим числом (реже 1, чаще 2 или 3 на один цветок) перепончатых, перепончато-травянистых или травянистых прицветников. Для большинства плюмбаговых такая группировка цветков в сочетании с прицветниками

очень характерна и настолько напоминает группировку в колоски цветков злаков и осок, что слово «колосок» давно вошло как морфологический термин в описания таксонов этого семейства. Колоски обычно собраны в верхоцветные головчатые или метельчатые соцветия либо в кисти или колосья на концах стеблей или безлистных (чаще с измененными в перепончато-травянистые чешуи листьями) цветоносов.

Чашечка у плюмбаговых сростнолистная, остающаяся при плодах, перепончатая, иногда в нижней части или вся травянистая, с 5 жилками, воронковидная или обратноконическая, с более или менее широким, беловатым или различно (в розовый, красный, пурпурный, фиолетовый, желтый цвета) окрашенным отгибом с 5 или 10 лопастями; иногда трубчатая, с почти прямым или прямым, чаще беловатым отгибом с 5 или 10 лопастями или зубцами, в основании прямая или косая, иногда со шпорцем; реже чашечка из 5 почти свободных, сближенных краями листочков.

Венчик белый, розовый, красный, пурпурный, фиолетовый, желтый. Чаще всего он почти раздельнолепестный, с 5 продолговатыми, к основанию суженными лепестками, лишь в самом низу сросшимися, выше свободными, но до отгиба обычно смыкающимися в трубку благодаря налеганию краев. Реже венчик сростнолепестный, с более или менее длинной трубкой и 5-лопастным отгибом. По отцветании лопасти отгиба венчика часто заворачиваются внутрь, иногда очень плотно закрывая сверху зев чашечки, чем, может быть, создается дополнительная защита завязи от сухости воздуха и проникновения насекомых.

Тычинки в числе 5, супротивные лепесткам или лопастям венчика, почти свободные, лишь в самом основании невысоко срастающиеся более или менее расширенными нитями с трубкой венчика или с его лепестками, или, иногда, также между собой; пыльники двугнездные, с параллельными гнездами, прикрепленные серединой или основанием; пыльцевые зерна двух типов, мономорфные или диморфные, с различной структурой поверхности экзины.

Гинецей лизикарпный, из 5 плодолистиков, со свободными или сросшимися частично или полностью столбиками; завязь верхняя, с обтуратором, с одним базальным семязачатком на длинной семяножке; семязачатки анатропные, иногда циркинотропные, с двойным интегументом, с сильно развитым нуцеллусом (крассинуцеллятные); рыльца всегда в числе 5, различной формы, от нитевидно-цилиндрических до продолговато- или округлоголовчатых, мономорфные или диморфные — с различной структурой воспринимающей поверхности.

Плод лизикарпный, большей частью плотно окруженный чашечкой и обычно опадающий вместе с ней, с сухой, перепончатой или кожистой, свободной оболочкой, обычно раскрывающейся (может быть, иногда лишь при прорастании семени?) разными способами: неправильно кольцеобразным разрыванием в нижней, более тонкой части, с последующим почти створчатым растрескиванием до середины или почти доверху, или пятью более или менее ясными створками, или иногда также небольшой круглой крышечкой — основанием столбиков. Семя с крупным прямым зародышем, с эндоспермом или без него.

Одна из весьма интересных особенностей плюмбаговых — это гетероморфизм репродуктивной сферы, выражающийся в так называемом диморфизме пыльцевых зерен и рылец и часто сопровождающей его гетеростилии.

В некоторых родах (акантолимон, армерия, кермек и др.) у разных особей одного и того же вида развиваются пыльцевые зерна с очень различной структурой поверхности экзины: в одних случаях с крупносетчатой поверхностью (форма A), в других — с мелкосетчатой поверхностью (форма B). То же наблюдается и в отношении рылец. У разных особей они бывают в одних случаях с мелкососочковой структурой воспринимающей поверхности (причем в цветках этих особей развиваются пыльцевые зерна формы B), в других — с крупнозернистой или «кукурузной», напоминающей початок кукурузы, структурой (в цветках этих особей развиваются пыльцевые зерна формы A).

Герберт Бейкер очень наглядно описывает это явление на примере *кермека обыкновенного* (Limonium vulgare). Популяции этого вида, пишет он, состоят из двух примерно равных по численности резко различных типов растений. У одних столбики длинные, рыльца с крупнозернистой поверхностью, тычинки равны по длине столбикам или короче их, а развивающиеся в их пыльниках пыльцевые зерна относятся к форме A; у других столбики короткие, рыльца с мелкососочковой поверхностью, а пыльцевые зерна относятся к форме B (рис. 211).

При опылении развитие пыльцевых трубок и успешное оплодотворение происходят только тогда, когда пыльцевые зерна формы A (с крупносетчатой поверхностью) попадают на мелкососочковые рыльца, а пыльцевые зерна формы B — на рыльца с крупнозернистой поверхностью. Иные комбинации пыльцевых зерен и рылец не приводят к оплодотворению, так как или пыльцевые зерна не прорастают, или пыльцевые трубки их не могут проникнуть сквозь рыльца. Самоопылению препятствует также гетеростилия. Таким образом, гетероморфизм обеспечивает перекрестное опыление.

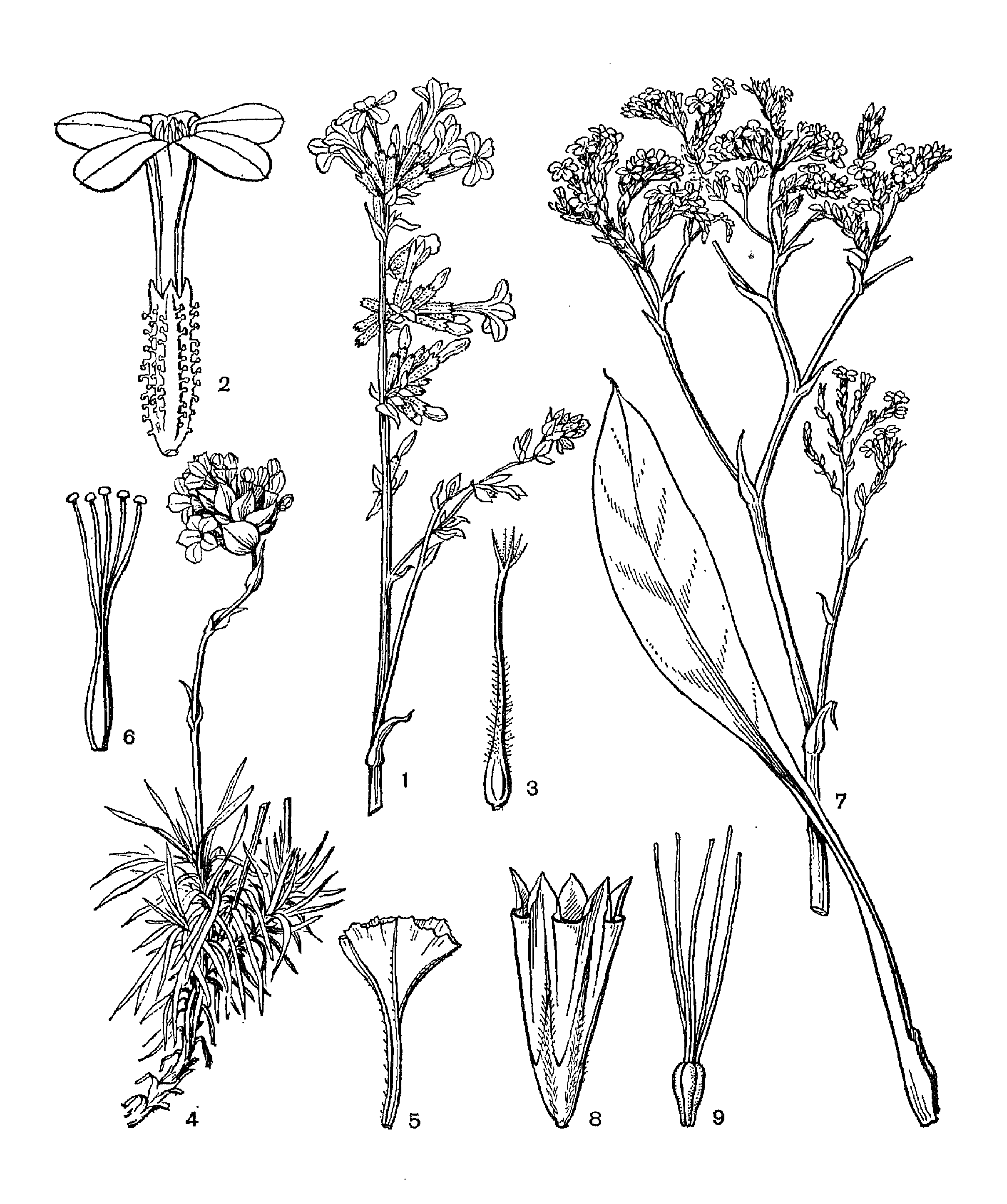
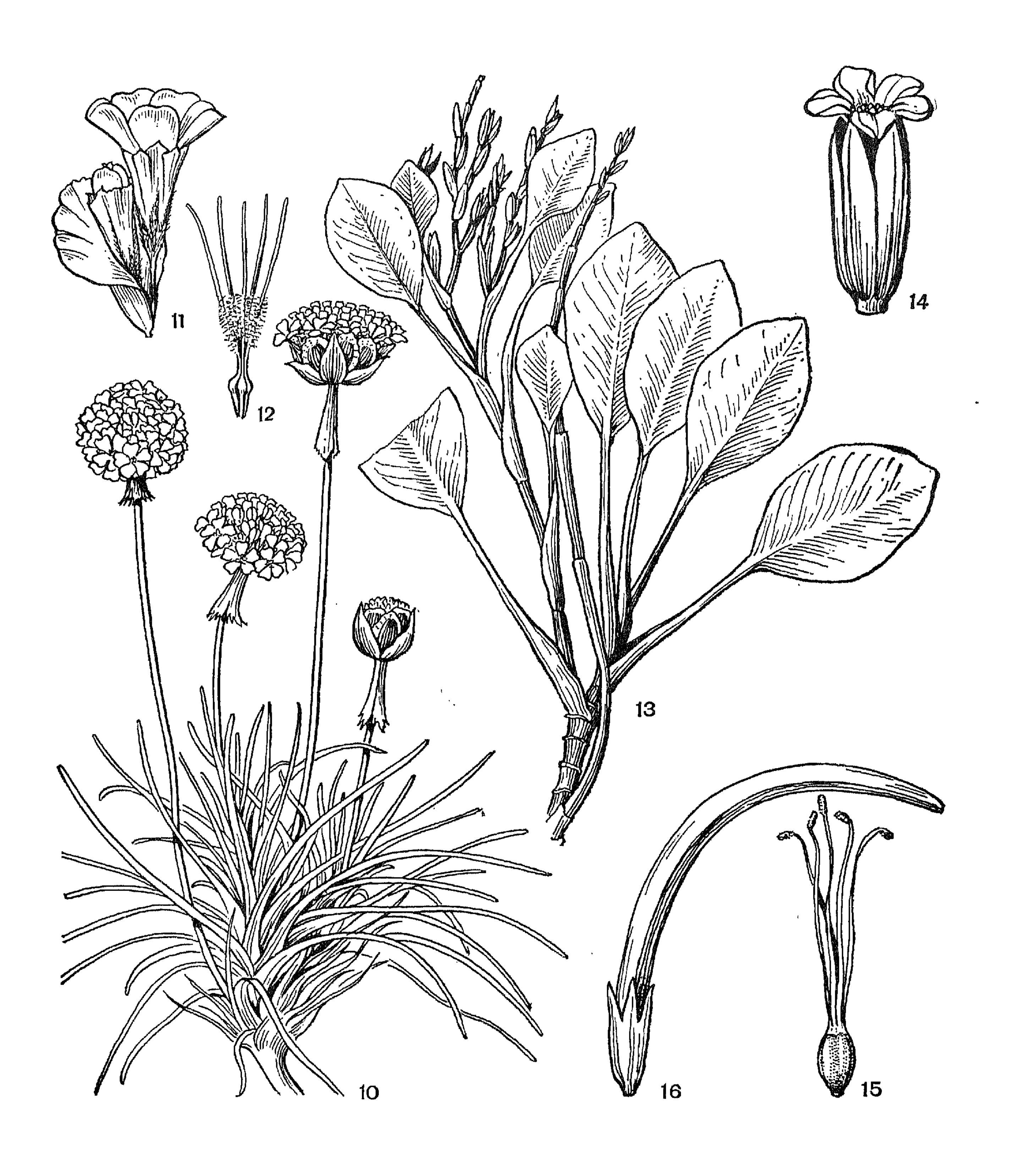


Рис. 210. Плюмбаговые.

Плюмбаго европейский (Plumbago europaea): *1* — верхняя часть стебля с цветками; *2* — цветок; *3* — гинецей. **Акантолимон прицветниковый** (Acantholimon bracteatum): *4* — часть подушки и цветонос с соцветием; *5* — чашечка; *6* — гинецей. **Кермек обыкновенный** (Limonium vulgare): *7* — соцветие и лист; *8* — чашечка; *9* — гинецей.



Армерия приморская (Armeria maritima): *10* — общий вид цветущего растения; *11* — часть соцветия (двуцветковый колосок); *12* — гинецей. Эгиалитис кольчатый (Aegialitis annulata): *13* — часть растения; *14* — цветок; *15* — гинецей; *16* — плод.

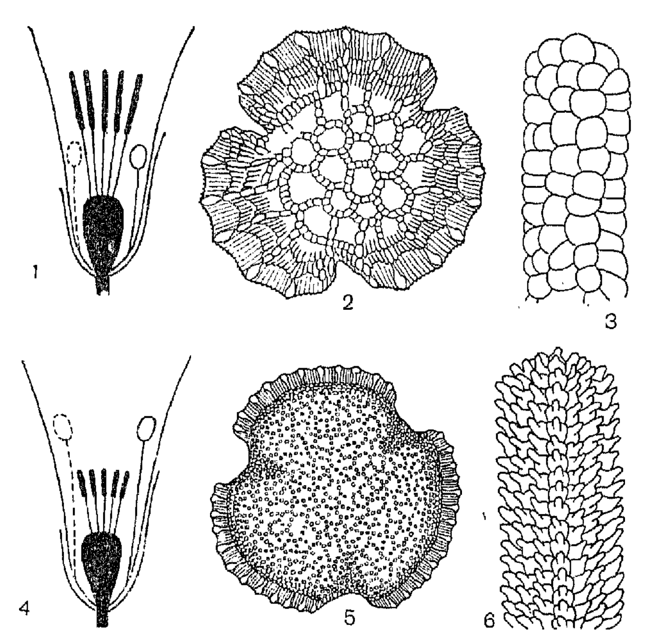


Рис. 211. Гетероморфизм цветка у кермека обыкновенного (Limonium vulgare):

1 — схема цветка с длинными столбиками и короткими тычинками; *2* — его пыльцевое зерно с крупносетчатой поверхностью экзины (форма *A*); *3* — его рыльце с крупнозернистой поверхностью; *4* — схема цветка с короткими столбиками и длинными тычинками; *5* — его пыльцевое зерно с мелкосетчатой поверхностью экзины (форма *B*); *6* — его рыльце с мелкососочковой поверхностью.

Изучение гетероморфизма цветка у плюмбаговых началось около 100 лет назад, и за это время сделано много очень интересных исследований. В их числе следует указать работы Т. Г. Суровой.

Плюмбаговые распространены весьма широко. Их современный ареал охватывает все континенты земного шара. Среди областей Земли, где встречаются плюмбаговые, на первом месте по обилию и разнообразию их находится Древнесредиземноморское подцарство Голарктического царства. Здесь сосредоточено три четверти родов и около девяти десятых их видов.

Большинство плюмбаговых обитает в аридных условиях, при высоких температурах и сухости воздуха в течение вегетационного периода, при очень неравномерном атмосферном увлажнении, при высокой концентрации солей в почвах. В связи с этим у растений вырабатываются различные приспособления, помогающие использовать наилучшим образом сложные условия среды.

Одно из главнейших общих приспособлений — это своеобразные формы роста, или жизненные формы, о которых говорилось выше.

У многих плюмбаговых, например у некоторых видов кермека, весной развиваются прикорневые розетки мезофильных эфемерных листьев, а после их отмирания в начале лета на стеблях-цветоносах появляются многочисленные побеги, так называемые «бесплодные веточки», функционирующие как ассимиляционные органы вместо отмерших листьев.

У многих видов рода акантолимон имеются два типа листьев: более мезофильные, весенние, рано отмирающие и опадающие и более жесткие, склерофильные, летние, которые осенью тоже отмирают, но остаются на стеблях и участвуют в создании и поддержании подушковидной формы растений. Диморфизм листьев связан в этом случае с резкой сезонностью в выпадении осадков в пределах основной части ареала рода (Средняя Азия, Афганистан, Иран), когда влажный и прохладный зимне-весенний период сменяется сухим и жарким периодом лета и осени.

В предгорьях и низкогорьях Памиро-Алая в Средней Азии, где сезонность в выпадении осадков вызывает массовое, ландшафтного значения развитие эфемеров и эфемероидов, столь же любопытный диморфизм листьев можно видеть, например, у *хетолимона щетинчатого* (Chaetolimon setiferum). У этого многолетнего травянистого растения весной развивается густая прикорневая розетка листьев, среди которых наружные — весенние, мягкие, тонкие и узкие, почти линейные, быстро отмирают, а внутренние — летние, мясистые, почти суккулентные, широкие, округленно-копьевидные, вначале более мелкие, чем весенние, продолжают вегетацию еще довольно долго.

Как пример очень интересного эфемера-галофита можно назвать *псилиостахис тонкоколосый* (Psylliostachys leptostachya, рис. 212). Это однолетнее растение можно встретить весной, растущим в изобилии густыми ярко-зелеными зарослями вокруг временных озер на солончаках в Южной Туркмении, например в котловинах Бадхыза. Проходит, однако, очень короткое время, вода этих озер испаряется и вместо яркой зелени остаются буро-коричневые кольца сухой травы вокруг ослепительно белых солончаков. Вероятно, зимой и весной соответствующие полосы побережий таких временных озер достаточно промываются от солей снеговыми и дождевыми водами и делаются пригодными для жизни растений, а затем опять наступает сильнейшее засоление. Но вегетация уже закончена, семена созрели и ждут новой весны, не страдая от избытка солей. Впрочем, подробное изучение всех деталей экологии и жизненного цикла этого эфемера-галофита еще впереди.

Среди биологических приспособлений плюмбаговых чрезвычайно интересны так называемые солевые желёзки — особые многоклеточные (у кермека, например, до 20 клеток) образования, несколько напоминающие устьица, но более сложно устроенные. Через них

выделяются вместе с водой избыточные в тканях растений минеральные соли, поступающие из почвы, что позволяет растениям переносить очень сильное засоление субстратов.

Солевые желёзки часто бывают очень обильными на поверхности надземных частей плюмбаговых; они отмечены, например, на листьях *кермека Гмелина* (Limonium gmelinii) в количестве более 700 на 1 см² на верхней стороне листьев и более 600 — на нижней. Секреция солей солевыми желёзками может достигать очень большой интенсивности. По опытным данным выделяемая за сутки листьями *кермека широколистного* (L. platyphyllum) жидкость составляет около половины массы самих листьев.

Солевые желёзки представляют собой типичные эпидермальные трихомы, не связанные с проводящей системой органов, на которых они расположены (рис. 213).

Солевые желёзки плюмбаговых получили даже особое название — «органы Ликополи», по имени первого их исследователя, итальянского ботаника Гаэтано Ликополи.

Заметим, что некоторые исследователи не выделяют солевые желёзки в особую группу секреторных образований, а рассматривают их как водяные желёзки, или гидатоды, по сходству структуры и функции; концентрация солей в растворах бывает различной, вплоть до очень малой, и тогда желёзки действуют в качестве типичных гидатод.

Исследователи галофитов неоднократно описывали внешние признаки процесса выделения солей растениями.

Б. А. Келлер пишет о растениях солончаков: «Ранним утром растения... часто бывают в изобилии убраны капельками горько-соленого раствора, а в знойное время оказываются как бы облеплены многочисленными соляными кристалликами, порою даже целыми корочками солей. Желёзками растений в изобилии выделяются те самые соли, которыми по преимуществу обусловливается засоление субстрата, т. е. хлористые и сернокислые соли натрия».

По наблюдениям австралийских исследователей Б. Тома и др. листья мангрового кустарника *эгиалитиса кольчатого* (Aegialitis annulata) в сухой сезон густо покрыты солью.

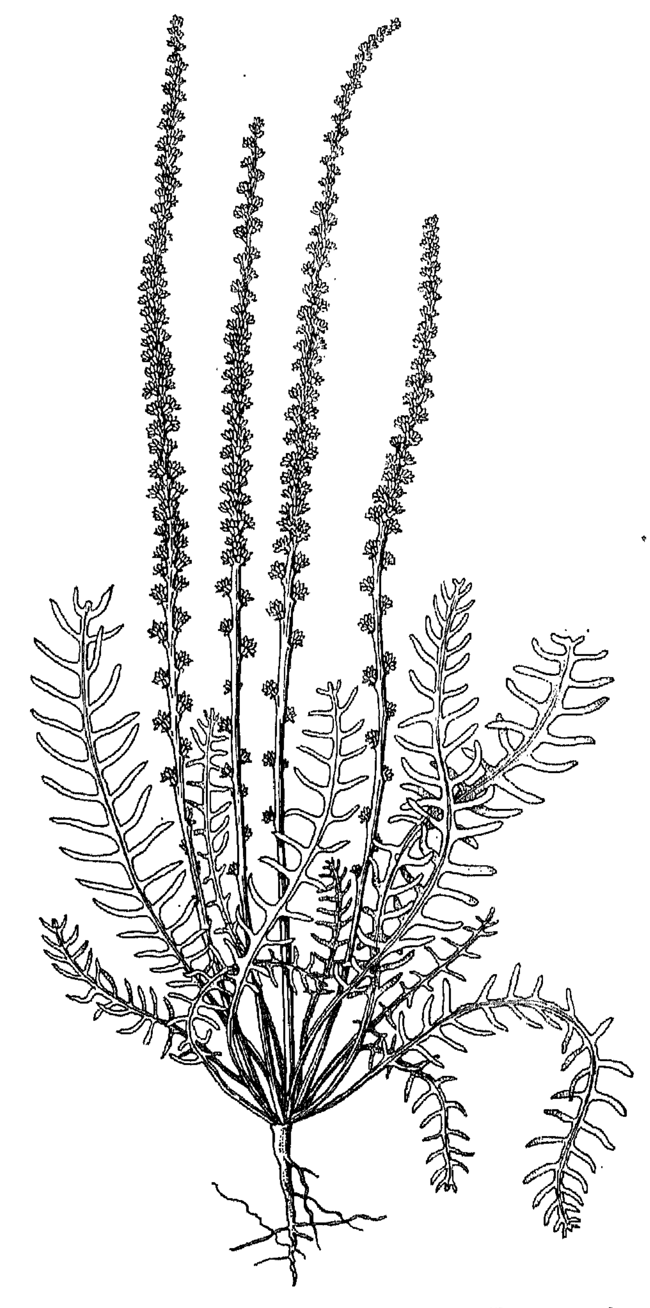


Рис. 212. *Псиллиостахис тонкоколосый* (Psylliostachys leptostachya).

Листья и цветоносы многих видов акантолимона, кермека и других родов плюмбаговых бывают густо усажены мелкими пластинками-чешуйками, состоящими из выделяемых желёзками солей, расположенными как своеобразные крышечки над солевыми желёзками.

К настоящему времени появилось довольно много работ о секреции солей и о солевых желёзках у галофитов, в частности о желёзках плюмбаговых. В их числе, например, исследования структуры и функции солевых желёзок кермека Гмелина, весьма тщательная работа по физиологии процесса секреции солей у кермека широколистного, осуществленная группой голландских ботаников из Гронингена — Виллемом Аришем с соавторами,— и опубликованные в 1977 г. результаты очень подробного исследования ультраструктуры солевых желёзок у этого же вида, выполненного в Ленинграде А. Е. Васильевым. Эти работы, прово-

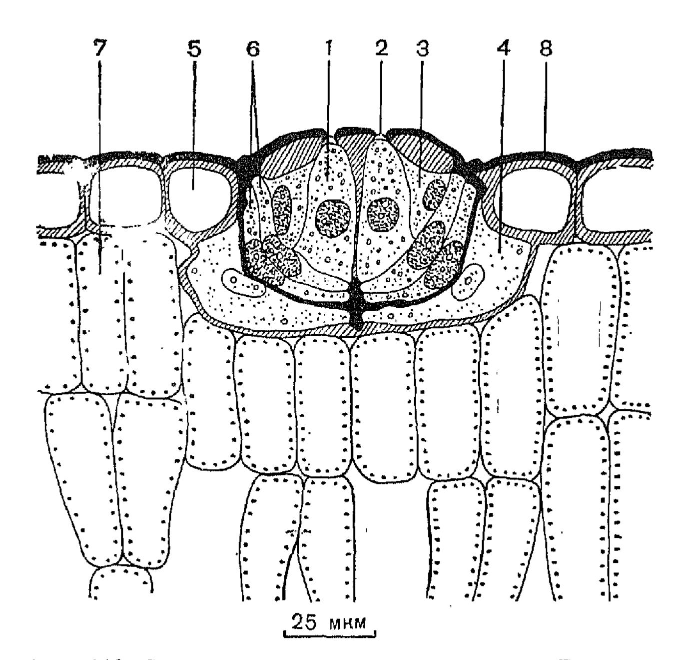


Рис. 213. Солевая желёзка листа кермека Гмелина (Limonium gmelinii) на поперечном срезе:
1 — секреторная клетка; 2 — пора в кутикуле; 3 — побочная клетка; 4 — собирательная клетка; 5 — клетка эпидермы; 6 — бокальчатая клетка; 7 — мезофилл; 8 — кутикула.

дившиеся с применением современных методов (электронной микроскопии, авторадиографии, цитохимии, электрофизиологии и др.), показали чрезвычайную сложность выяснения локализации солей в солевых желёзках, а также возможных путей ионов в тканях листа в процессе секреции.

Некоторые плюмбаговые выносят значительное содержание в почвах солей тяжелых металлов и других вредных веществ. Так, Петер Ханельт сообщает, что *армерия Галлера* (Armeria halleri) нередко встречается на старых отвалах медных рудников в странах Западной Европы. По недавним наблюдениям Л. Фроста, на побережье Корнуолла в Великобритании, близ которого произошла известная катастрофа супертанкера «Тори Кэньон» (Torrey Canyon), уже через 6 лет после обработки залитых нефтью участков побережья очищающими веществами некоторые места оказались более чем на 50% покрыты *армерией приморской* (A. maritima). Эти виды, вероятно, могут использоваться в соответствующих районах при озеленении шахтных отвалов —терриконов и загрязненных морских побережий.

В семействе плюмбаговых известно несколько видов, распространенных на территории СССР, дающих техническое сырье. Это некоторые многолетние виды рода кермек с крупными корнями, содержащими до 15—20% танидов (на массу сухого корня). Эксплуатация диких зарослей этих кермеков становится опасной: их можно совсем уничтожить. Более целесообразна культура танидоносных видов, среди которых можно назвать кермек Гмелина, *кермек Мейера* (Limonium meyeri), *кермек тысячецветковый* (L. myrianthum), кермек широколистный. Кермек Мейера уже культивируется, например, в Азербайджане и Узбекистане.

Некоторые виды плюмбаговых (табл. 64) — неплохие декоративные растения. Это многолетние виды рода плюмбаго, например *плюмбаго капский* (Plumbago capensis), *цератостигма плюмбаговидная* (Ceratostigma plumbaginoides) и др. Для однолетней культуры интересны виды рода псилиостахис: *псилиостахис Суворова* (Psylliostachys suworowii), *псилиостахис двусторонний* (P. anceps) и естественные гибриды: *псилиостахис Андросова* (x P. androssovii) и *псилиостахис мышехвостниковый* (x P. myosuroides), а также выведенные из последнего садовые формы (иногда называемые Statice superba или Limonium superbum) с эффектными метельчатыми соцветиями от чисто-белого до темно-розового цвета. Для сухих букетов иногда употребляют соцветия некоторых кермеков и гониолимонов.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ*

А

Б

В

Г

Д

Ж

* Жирным шрифтом отмечены номера страниц с иллюстрациями.

З

И

К

Л

М

Н

О

П

Р

С

Т

У

Ф

Х

Ц

Ч

Э

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

А

Б

В

Г

Д

Е

Ж

З

И

К

Л

М

Н

О

П

Р

С

Ф

Х

Ц

Ч

Ш

Щ

Э

Ю

Я

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

A

B

D

E

F

G

H

I

J

K

L

M

Q

R

S

T

U

V

W

X

Z

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

Б

В

Г

Д

Ж

З

И

К

СПИСОК АВТОРОВ ОРИГИНАЛЬНЫХ ИЛЛЮСТРАЦИЙ

Авторы оригинальных фотографий

Л. В. Аверьянов. Табл. 29. 4 слайда: анемона лютичная, перелеска благородная, княжик сибирский, лжеводосбор крупноцветковый.

Табл. 31. 1 слайд: хохлатка средняя.

Табл. 37. 2 слайда: общий вид смоковницы, ее соплодия.

Табл. 38. 1 слайд: маклюра с женским соцветием.

Табл. 39. 1 слайд: цветки пилеи мелколистной.

Табл. 56. 1 слайд: колючелистник железистоопушенный.

Табл. 57. 1 слайд: гвоздика разноцветная.

Табл. 61. 2 слайда: ревень скальный в плодах, его общий вид.

Табл. 62. 1 слайд: джузгун голова медузы в плодах.

Табл. 63. 1 слайд: акантолимон крылоприцветниковый.

Табл. 64. 3 слайда: гониолимон, плюмбаго капский, цератостигма плюмбаговидная.

З. И. Адзинба. Табл. 47. 2 слайда: орех айлантолистный с женским соцветием, его женский цветок.

В. К. Андреев. Табл. 50. 3 слайда: аизооновые. Рис. 187, 188, 190, 191, 192.

М. Д. Андреева. Табл. 44. 1 слайд: береза японская.

Г. М. Анисимова. Табл. 16. 1 слайд: проростки цитинуса красного.

Н. К. Арсланова. Табл. 1. 1 слайд: одноцветка крупноцветковая.

А. Е. Бородина. Табл. 61. 2 слайда: щавель водный, щавель ложносолончаковый.

Л. Ю. Буданцев. Рис. 118.

П. Е. Ввавриш. Табл. 31. 1 слайд: хохлатка Галлера.

Р. В. Воронов. Табл. 18. 1 слайд: кувшинка чисто-белая.

Т. А. Глебова. Табл. 21. 6 ч/б фото: пыльцевые зерна гидноровых и раффлезиевых.

Табл. 22. 5 ч/б фото: пыльцевые зерна нимфейных.

Табл. 23. 4 ч/б фото: пыльцевые зерна нимфейных и лотосовых.

Рис. 123 — препараты М. А. Барановой, 124.

Т. А. Глебова и А. А. Ткаченко. Табл. 24. 4 ч/б фото: пыльцевые зерна барбарисовых. Рис. 24 (*7*, *8*).

П. А. Гомолицкий. Табл. 20. 1 слайд: лотос желтый.

Табл. 62. 1 слайд: джузгун безлистный в цветках.

Табл. 63. 1 слайд: акантолимон алатавский.

Табл. 64. 1 слайд: васильченкоя.

В. И. Грубов. Табл. 58. 1 слайд: жминда обыкновенная.

Н. В. Дгебуадзе. Рис. 178.

С. Г. Жилин. Табл. 25. 1 слайд: магония падуболистная.

Табл. 26. 1 слайд: калужница болотная.

Табл. 33. 2 слайда: глауциум рогатый, дымянка лекарственная.

Табл. 46. 1 слайд: мирика болотная.

Рис. 126.

С. Г. Жилин и А. А. Ткаченко. Рис. 125 (*3*).

М. Б. Журманов. Табл. 2. 4 слайда — препараты М. Н. Солнцевой.

Табл. 3. 2 слайда: магнолия Делавэ (бутон), цветок этого же растения.

Табл. 5. 4 слайда: магнолия обратнооваьная, магнолия вирджинская, манглиетия тонковатая, тюльпанное дерево.

Табл. 6. 3 слайда: магнолия трехлепестная, магнолия китайская, магнолия Уотсона.

Табл. 7. 4 слайда: магнолия лилиецветковая, магнолия кобус, микелия буроватая, микелия фиго.

Табл. 9. 2 слайда: каулифлория у анаксагореи, цветок черимойи.

Табл. 10. 4 слайда: лимонник китайский с женскими цветками, лимонник китайский с мужским цветком, лимонник китайский с плодами, женский цветок кадсуры японской.

Табл. 12. 3 слайда: каликантус западный, каликантус флоридский, химонантус ранний.

Табл. 14. 2 слайда: хауттюйния сердцевидная, кирказон элегантный.

Табл. 18. 2 слайда: кувшинка гигантская, кувшинка Добени.

Табл. 19. 2 слайда: викторная оранжерея, виктория Круса в первый день цветения.

Табл. 20. 3 слайда: общий вид лотоса орехоносного, его бутон, его лист.

Табл. 25. 1 слайд: гимноспермиум Смирнова.

Табл. 31. 1 слайд: хохлатка Маршалла.

Табл. 32. 1 слайд: мак альпийский.

Табл. 33. 2 слайда: меконопсис опетиненный, маклея сердцевидная.

Табл. 35. 2 слайда: эвптелея, ликвидамбар.

Табл. 36. 1 слайд: каркас китайский.

Табл. 38. 2 слайда: маклюра с мужским соцветием, бруссонетия.

Табл. 39. 2 слайда: ильмы.

Табл. 41. 2 слайда: дубы.

Табл. 44. 1 слайд: береза вишневая.

Табл. 45. 2 слайда: орешник и лещина.

Табл. 47. 1 слайд: птерокария узкокрылая.

Табл. 48. 3 слайда: ореховые.

Табл. 51. 1 слайд: кактус рипсалис.

Табл. 52. 3 слайда: кактусовые.

Табл. 54. 4 слайда: кактусовые.

Табл. 55. 1 слайд: портулакария.

Рис. 142, 157, 170, 179.

Е. А. Исаченко. Табл. 58. 2 слайда: ежовник, поташник.

Е. И. Китаева. Табл. 19. 1 слайд: виктория Круса во второй день цветения.

Рис. 15.

Ю. П. Кожевников. Табл. 28. 1 слайд: купальница Ридера.

Табл. 29. 1 слайд: анемона дубравная.

Табл. 32. 1 слайд: мак полярный.

Табл. 42. 1 слайд: береза шерстистая.

Табл. 57. 1 слайд: гвоздика ползучая.

А. В. Колосёнок. Табл. 49. 1 слайд: бугенвиллея голая.

А. А. Коробков. Табл. 42. 1 слайд: ольха кустарниковая.

А. А. Корчагин. Рис. 171.

Т. Ж. Кровелло (Ted J. Crovello), США. Табл. 13. 2 слайда: трехлопастный лист сассафраса беловатого, осенняя раскраска листьев сассафраса.

Г. Л. Кудряшова. Табл. 28. 1 слайд: морозник кавказский.

Л. А. Куприянова. Рис. 24 (*1—4*, *6*).

Л. В. Куров. Табл. 43. 1 слайд: береза бородавчатая.

М. Лопес (Manolo López), Куба. Табл. 37. 2 слайда: фикус эластичный, фикус заметный.

Ю. А. Лукс и **В. Ю. Паркявичюте.** Табл. 26. 2 слайда: сон-трава крымская, адонис весенний.

Б. М. Мамаев. Табл. 59. 1 слайд: солянка Рихтера.

Ю. Л. Меницкий. Табл. 40. 1 слайд: каштан настоящий.

Ю. М. Мирошниченко. Табл. 59. 1 слайд: саксаул черный.

В. Ю. Наркявичюте. Табл. 30. 4 слайда: ломоносы.

Н. Н. Нарышкин. Рис. 125 (*1*, *2*).

Т. Н. Нарышкина. Рис. 12, 14.

Е. Н. Немирович-Данченко. Табл. 32. 1 слайд: ремерия. Рис. 20.

С. А. Овёснов. Табл. 1. 5 слайдов: кипрей узколистный, зверобой продырявленный, кострец безостый, коровяк медвежье ухо, калина обыкновенная.

П. Л. Озерский. Табл. 43. 2 слайда: береза бородавчатая.

Б. Пьер (Bayon Pierre), США. Табл. 6. 1 слайд: магнолия крупнолистная. Табл. 8. 3 слайда: магнолия крупноцветковая с цветком, тычинки и плодолистики, плодолистики.

В. И. Симачев. Табл. 55. 2 слайда: смолка, смолевка бесстебельная.

Е. В. Симачева. Табл. 55. 1 слайд: смолевка хлопушка. Табл. 57. 1 слайд: гвоздика травянка.

Э. И. Слепян. Рис. 13.

Н. С. Снигиревская. Табл. 18. 1 слайд: корневище кубышки желтой.

О. Х. Соул (O. H. Soule), США. Табл. 53. 3 слайда: пахицереус Прингла общий вид, ветвь с цветками, лемероцереус.

В. Ф. Тарасевич. Рис. 24 (*5*, *9*).

А. Л. Тахтаджян. Табл. 3. 1 слайд: цветок дегенерии.

Табл. 10. 1 слайд: лимонник китайский.

Табл. 11. 1 слайд: хлорантус японский.

Табл. 25. 4 слайда: гимноспермиум Альберта, леонтика армянская, стеблелист мощный, гимноспермиум дарвазский.

Табл. 29. 2 слайда: анемона кавказская, весенник длинностебельчатый.

Табл. 32. 1 слайд: мак павлиний.

Табл. 35. 1 слайд: платан Керра.

Табл. 36. 2 слайда: родолея, симмондсия.

Табл. 46. 1 слайд: комптония иноземная.

Табл. 56. 2 слайда: качим аретиевидный общий вид, цветки.

Табл. 59. 1 слайд: ноэа.

Табл. 60. 2 слайда: курчавка, горец.

Табл. 61. 1 слайд: ревень Максимовича.

Э. С. Терехин. Табл. 16. 1 слайд: цветущие побеги цитинуса красного.

В. И. Трифонова. Табл. 28. 1 слайд: живокость вонючая.

Л. Б. Тьен (L. B. Thien), США. Рис. 52, 53.

И. М. Уотсон (I. M. Watson), острова Фиджи. Рис. 55, 57.

Ан. А. Федоров. Рис. 7, 8, 9, 141.

А. С. Хайльман (A. S. Heilman), США. Табл. 35. 1 слайд: ликвидамбар, осенняя раскраска листьев.

Р. Е. Холтум (R. E. Holttum), США. Рис. 63, 135, 136, 138.

П. И. Швец. Табл. 28. 1 слайд: лютик снежный.

Г. П. Яковлев. Табл. 25. 1 слайд: барбарис обыкновенный.

Табл. 32. 1 слайд: мак оранжевый.

Авторы оригинальных рисунков

С. Г. Жилин и П. А. Жиличкин. Рис. 10, 11, 127 (*1—5*), 175.

П. А. Жиличкин. Рис. 58, 59, 61, 64, 66, 67 (*9*, *10*), 68, 69 (*1*, *8*), 70 (*1*), 72 (*1*) 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81 (*2*), 85, 95, 96 (*1*), 97, 100 (*1*, *2*), 101, 102 (*1*, *2*), 103, 104, 105 (*1*), 106, 112 (*3*), 113, 117, 120, 150 (*1*, *5*), 151 (*2*, *3*), 152 (*1*), 173, 174 (*1*, *4*, *5*, *6*, *10*), 180 (*1*, *3*, *4*), 182, 183 (*1*), 184, 185 (*1*, *3*, *4*), 186, 193, 194 (*1*, *3*, *4*), 195 (*1*, *6*), 196 (*1*), 198, 199, 200, 202, 207, 208, 210 (*13*, *15*, *16*).

П. А. Жиличкин и В. Н. Гладкова. Рис. 119.

П. А. Жиличкин и В. И. Грубов. Рис. 203, 204.

П. А. Жиличкин и И. А. Грудзинская. Рис. 128, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 137, 140, 143, 146 (*1—4*).

П. А. Жиличкин и И. А. Корчагина. Рис. 163 (*3—12*), 164, 165, 166, 167, 168, 169.

П. А. Жиличкин и Р. А. Удалова. Рис. 189.

П. А. Жиличкин и И. А. Шилкина. Рис. 1.

И. А. Ильинская и П. А. Жиличкин. Рис. 176.

Г. А. Комар. Рис. 25, 26.

Л. А. Куприянова. Рис. 23.

М. М. Лодкина. Рис. 17.

А. П. Меликян. Рис. 49.

Е. Н. Немирович-Данченко. Рис. 20.

Е. П. Овёснова. Рис. 30, 31, 35, 41.

И. Д. Романов. Рис. 45.

А. Л. Тахтаджян. Рис. 21, 22, 50.

А. Л. Тахтаджян и П. А. Жиличкин. Рис. 56.

Э. С. Терехин и П. А. Жиличкин. Рис. 84, 87.

В. С. Юдин. Табл. 4, 15, 17, 27, 34.

М. С. Яковлев и О. П. Камелина. Рис. 28.

Авторы карт

И. А. Ильинская и О. А. Связева. Карта 16.

Н. Н. Имханицкая и О. А. Связева. Карты 3, 6, 7, 8, 11.

М. Э. Кирпичников и О. А. Связева. Карты 4, 5.

О. А. Связева. Карты 10, 12, 14, 17.

О. А. Связева и В. Н. Гладкова. Карта 13.

О. А. Связева и Ю. Л. Меницкий. Карта 15.

Н. С. Снигиревская и О. А. Связева. Карта 9.

А. Л. Тахтаджян и О. А. Связева. Карты 1, 2.

На суперобложке использованы фотографии **Р. В. Воронова, М. Б. Журманова, Е. Н. Немирович-Данченко, В. В. Полетаева, В. П. Тихомирова.**

Ответственный за иллюстрации тома

Н. Т. Скворцова.

СОДЕРЖАНИЕ

ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

в шести томах

ТОМ
5(1)

Редактор В. И. ПОЛЕТАЕВА

Редактор карт
М. Д. КИСЕЛЕВА

Оформление художника
И. С. НОВОХАЦКОЙ

Цветные иллюстрации
В. С. ЮДИНА

Художественный редактор
В. Г. ЕЖКОВ

Технический редактор
Н. Н. МАХОВА

Корректоры
Е. А. БЛИНОВА,
Г. Л. НЕСТЕРОВА

Составитель указателей
Н. Т. СКВОРЦОВА

Ответственная за выпуск
Н. Н. ФЕДОРОВА

ИБ № 4368

Сдано в набор 25.12.79. Подписано к печати 08.07.80. $84 \times 108^1/_{16}$ Бумага тип. № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 45,36+вкл. 6,72+форзац 0,42. Уч.-изд. л. 52,80 + вкл. 7,11 + форзац 0,79. Тираж 300 000 экз.
Заказ № 2939.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение» Государственного комитета РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Ордена Трудового Красного Знамени Московская типография № 2 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, 129085, проспект Мира, 105.

Цена 4 р. 50 к.

Вклейки, суперобложка, форзац отпечатаны на ордена Трудового Красного Знамени Калининском полиграфическом комбинате Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли, г. Калинин, пр. Ленина, 5.

Ж71 **Жизнь** растений. В 6-ти т. / Гл. ред. Ал. А. Федоров. Т. 5. Ч. 1. Цветковые растения / Под ред. А. Л. Тахтаджяна.— М.: Просвещение, 1980.— 430 с., ил., 32 л. ил.

Пятый том (часть первая) состоит из двух разделов — общей характеристики отдела цветковых (покрытосеменных) растений и специальной части. В первом разделе книги в популярной форме освещены общие вопросы жизни и строения цветковых растений, во втором — рассказано о большой группе растений, относящихся к четырем подклассам двудольных, начиная с более примитивно устроенных (магнолииды) и кончая более развитыми (плюмбаговые). Книга иллюстрирована оригинальными штриховыми рисунками, картами, фотографиями и цветными таблицами.

Ж $\frac{60501-571}{103(03)-80}$ подписное 4 306 021 000

ББК 28.5
58

1 2 3

4 5 6

Таблица 1. **Приспособления цветков к опылению:**

1 — протандрия у кипрея узколистного, или иван-чая (Chamaenerium angustifolium); *2* — пыльценосный цветок у зверобоя продырявленного (Hypericum perforatum); *3* — взрывчатое цветение у костреца безостого (Bromopsis inermis); *4* — гравитационная автогамия у одноцветки крупноцветковой (Moneses uniflora); *5* — съедобные волоски на тычинках у коровяка медвежьего уха (Verbascum tapsus); *6* — соцветие с наружными бесполыми цветками у калины обыкновенной (Viburnum opulus).

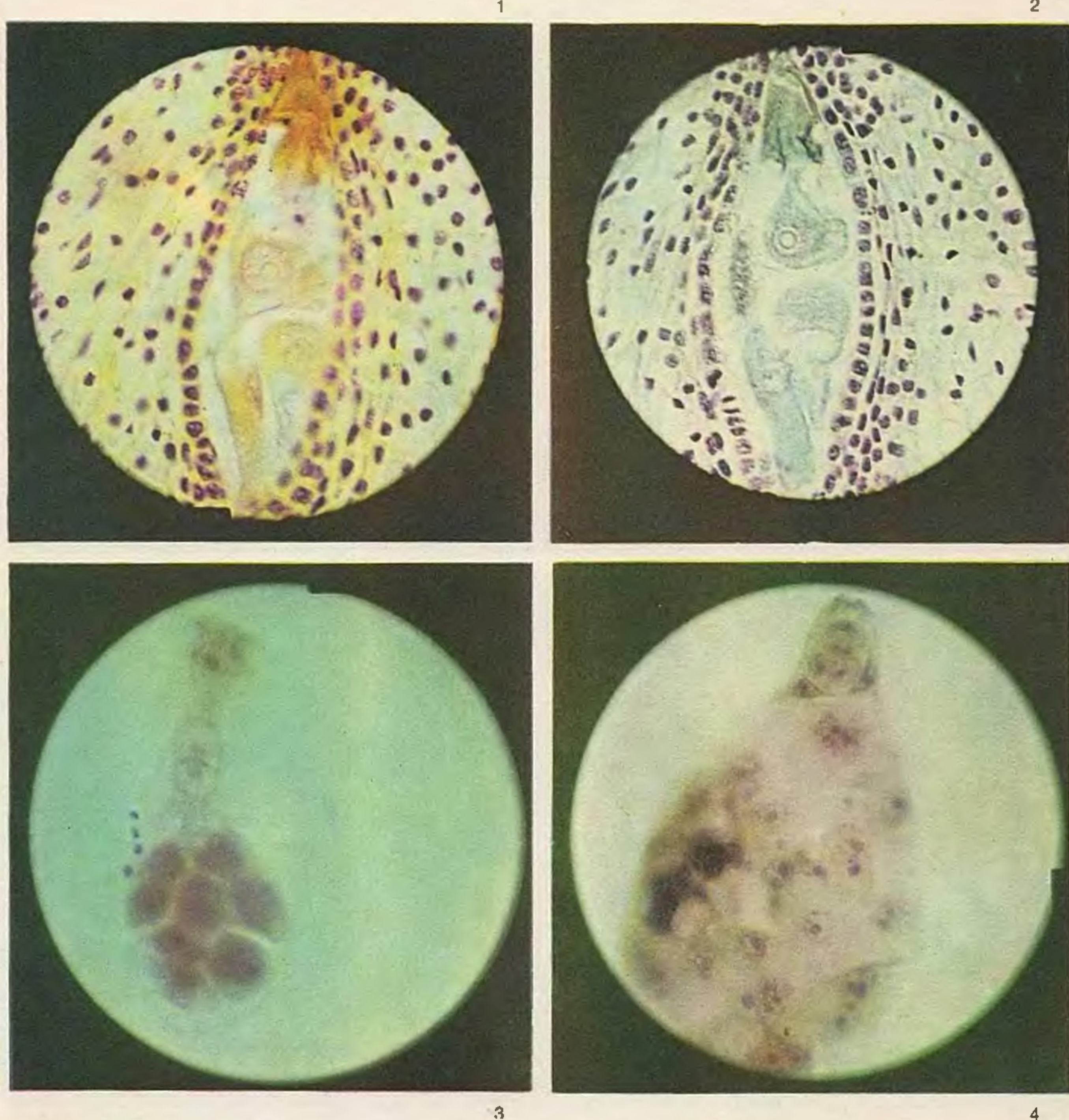


Таблица 2. **Оплодотворение у цветковых растений:**

1 — продольный срез семязачатка с зародышевым мешком во время оплодотворения у рудбекии рассеченной (Rudbeckia laciniata); синергиды (желтого цвета) разрушаются; недалеко от ядра яйцеклетки красный спермий, в халазальной части 2 антиподы (3-я на другом срезе), одна из них яйцеклеткоподобная; *2* — продольный срез семязачатка с зародышевым мешком во время оплодотворения у рудбекии рассеченной; в правую синергиду проникла пыльцевая трубка, ее ядро разрушено, зигота еще не приступила к делению, центральное ядро готовится к делению; в халазальной части 2 антиподы, одна из них яйцеклеткоподобная (3-я антипода на другом срезе); *3* — выделенный из семязачатка зародышевый мешок дюпонции Фишера (Dupontia fischeri); хорошо видна зигота, 2 контактирующих ядра и комплекс крупных антипод; слева — мелкие соматические клетки; *4* — выделенный зародышевый мешок с четырехклеточным зародышем, с ядрами эндосперма и дегенерирующими антиподами у фиппсии холодолюбивой (Phippsia algida).

Таблица 3. **Дегенериевые и магнолиевые:**

1 — цветок дегенерии фиджийской (Degeneria vitiensis); *2* — бутон магнолии Делавэ (Magnolia delavayi); *3* — цветок магнолии Делавэ.

Таблица 4. **Ветвь с листьями и цветками эвпоматии Беннетта (Eupomatia bennettii).**

Таблица 5. **Магнолиевые Батумского ботанического сада:**

1 — магнолия обратнояйцевидная (Magnolia obovata); *2* — магнолия вирджинская (M. virginiana); *3* — манглиетия тонконогая (Manglietia tenuipes); *4* — тюльпанное дерево (Liriodendron tulipifera).

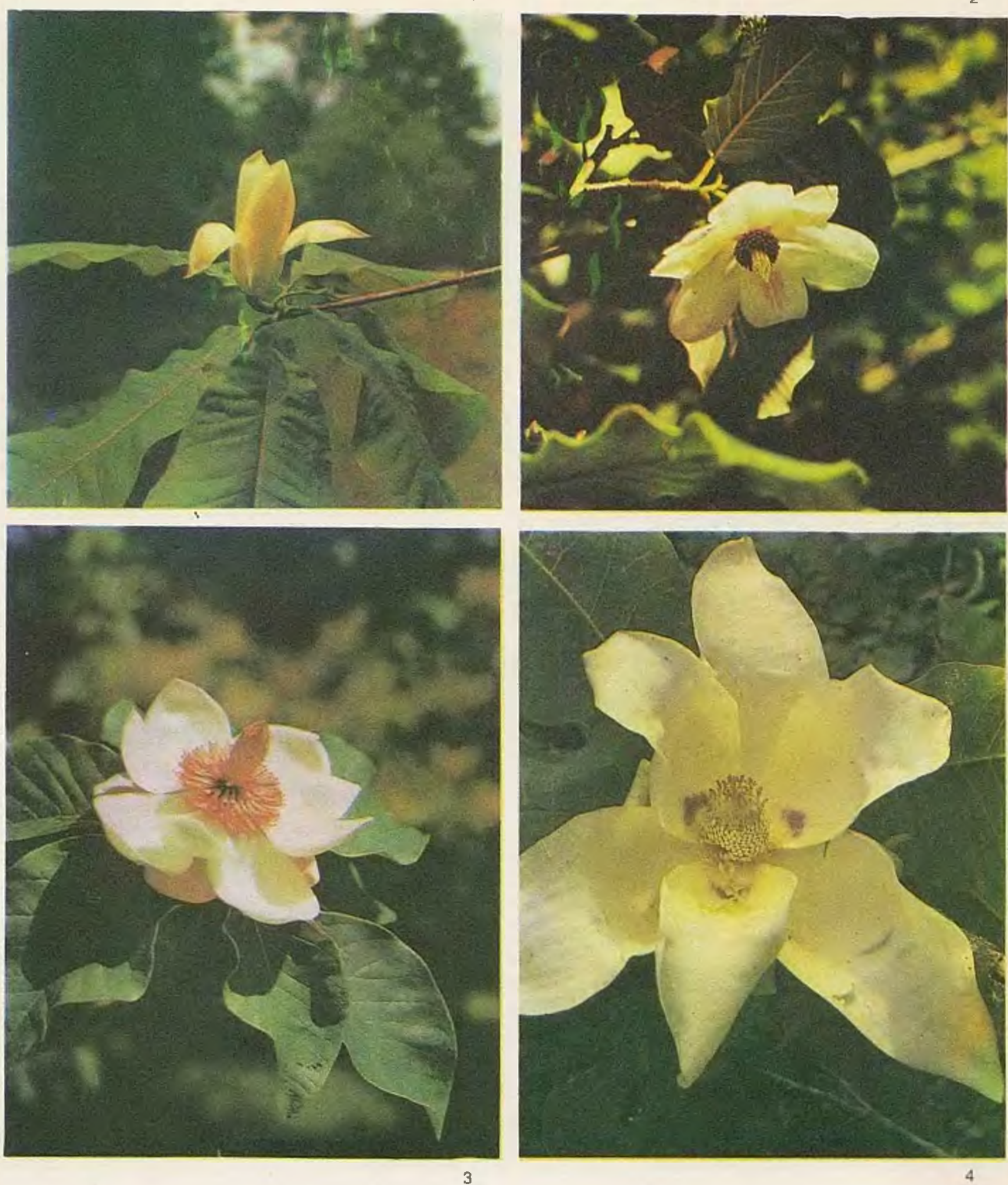
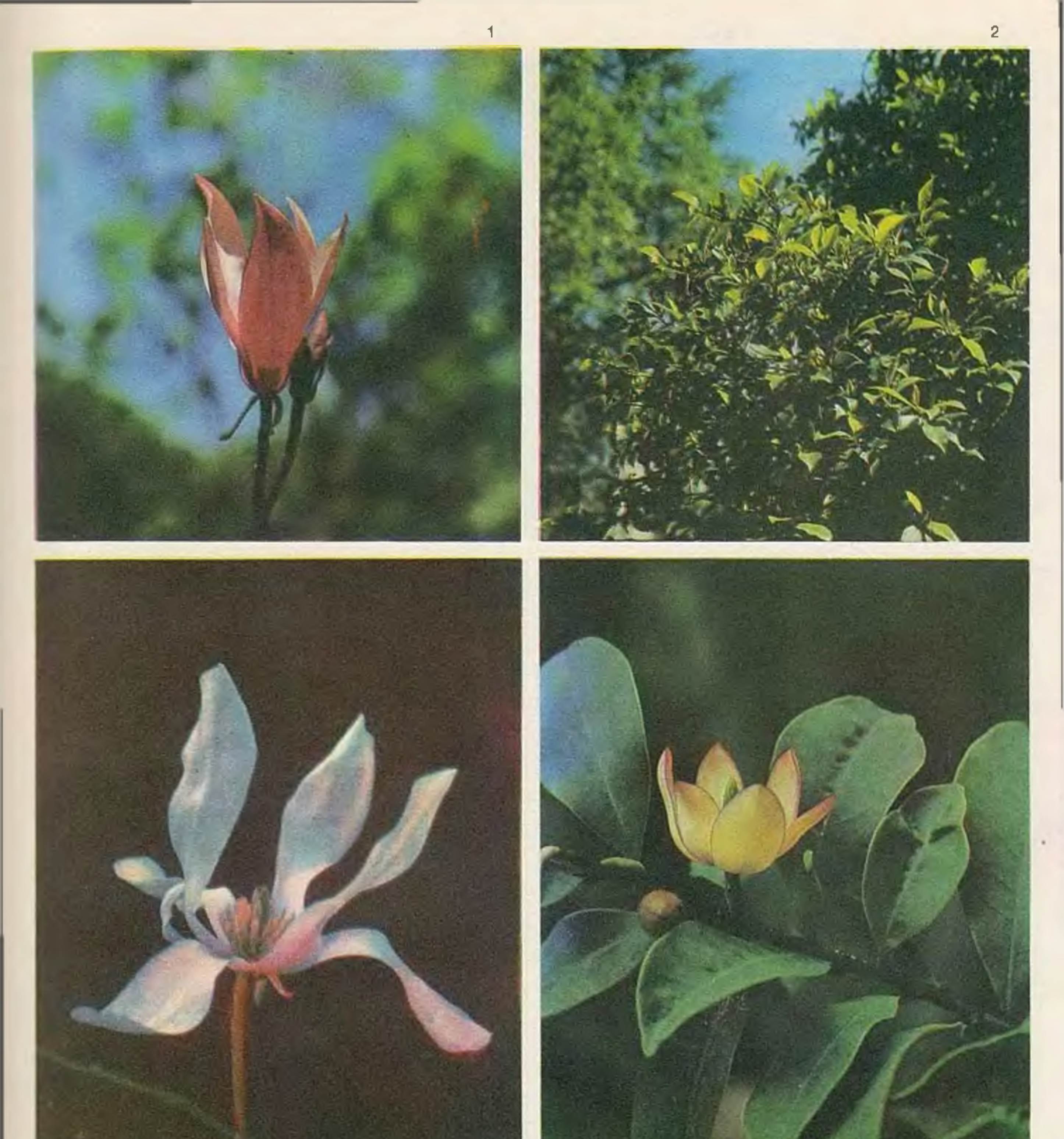


Таблица 6. **Магнолиевые.**

Магнолии Батумского ботанического сада:
1 — магнолия трехлепестная (Magnolia tripetala); *2* — магнолия китайская (M. sinensjs); *3* — магнолия Уотсона (M. watsonii).
Магнолии США:
4 — магнолия крупнолистная (M. macrophylla).



3 4

Таблица 7. **Магнолиевые.**

Магнолиевые Батумского ботанического сада:
1 — магнолия лилиецветковая (Magnolia liliflora); *2* — микелия буроватая (Michelia fuscata).
Магнолиевые в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде:
3 — магнолия кобус (Magnolia kobus); *4* — микелия фиго (Michelia figo).

1

2

3

Таблица 8. **Магнолия крупноцветковая (Magnolia grandiflora), США:**

1 — цветок; 2 — тычинки и плодолистики (околоцветник удален); 3 — плодолистики (околоцветник и тычинки опали).

1

2

Таблица **9. Анноновые в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде:**
1 — каулифлория у анаксагореи коротконогой (Anaxagorea brevipes); 2 — цветок черимойи (Annona cherimolia)

Таблица 10. **Лимонниковые.**

Лимонник китайский (Schisandra chinensis): *1* — часть растения, лес близ Владивостока; *2* — ветвь с плодами; *3* — женский цветок; *4* — мужской цветок.

Кадсура японская (Kadsura japonica) в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде: *5* — женский цветок.

Таблица 11. **Хлорантус японский (Chloranthus japonicus).**
Лес близ Владивостока

1

2

3

Таблица 12. **Каликантовые.**

Каликантовые в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде:
1 — **каликантус западный (Calycanthus occidentalis).**
Каликантовые Батумского ботанического сада:
2 — **каликантус флоридский (C. floridus);** *3* — **химонантус ранний (Chimonanthus praecox), плоды.**

1

2

Таблица 13. **Сассафрас беловатый (*Sassafras albidum*), США:**
1 — трехлопастный лист с проростком; 2 — осенняя раскраска листьев.

1

2

Таблица 14. **Кирказоновые и савруровые в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде:**
1 — кирказон элегантный (Aristolochia elegans); 2 — хауттюйния сердцевидная (Houttuynia cordata)

Таблица 15. **Гидноровые, раффлезиевые и вересковые.**

Гидноровые: *1* — цветок и бутон гидноры африканской (Hydnora africana).

Раффлезиевые: *2* — цветок раффлезии Арнольда (Rafflesia arnoldii); *3* — цитинус красный (Cytinus rubra) перед цветением.

Вересковые: *4* — саркодес кроваво-красный (Sarcodes sanguinea).

1

2

Таблица 16. **Цитинус красный (Cytinus rubra), Кавказ, Государственный Пицунда-Мюссерский заповедник:**
1 — проростки; *2* — цветущие побеги.

Таблица 17. **Кабомбовые, кувшинковые и лотосовые.**

Кабомба каролинская (Cabomba caroliniana): *1* — часть растения; *2* — цветок.
Кубышка желтая (Nuphar luteum): *3* — плод.
Эвриала устрашающая (Euryale ferox): *4* — цветок; *5* — плод.
Лотос орехоносный (Nelumbo nucifera): *6* — плод; *7* — односемянный орешек.

1 2 3

4

Таблица 18. **Кувшинковые:**

1 — кувшинка гигантская (Nymphaea gigantea) в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — кувшинка Добени (N. daubeniana), садовая форма, в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — кувшинка чисто-белая (N. candida), Московская область; *4* — корневище кубышки желтой (Nuphar luteum), Калининская область (река Молога).

1

2

3

Таблица 19. **Викториевая оранжерея Ботанического института АН СССР в Ленинграде:**

1 — на переднем плане виктория амазонская (Victoria amazonica), на заднем — лотос орехоносный (Nelumbo nucifera) и кувшинка гигантская (Nymphaea gigantea); 2 — виктория Круса (Victoria cruziana) в первый день цветения; 3 — виктория Круса на второй день цветения.

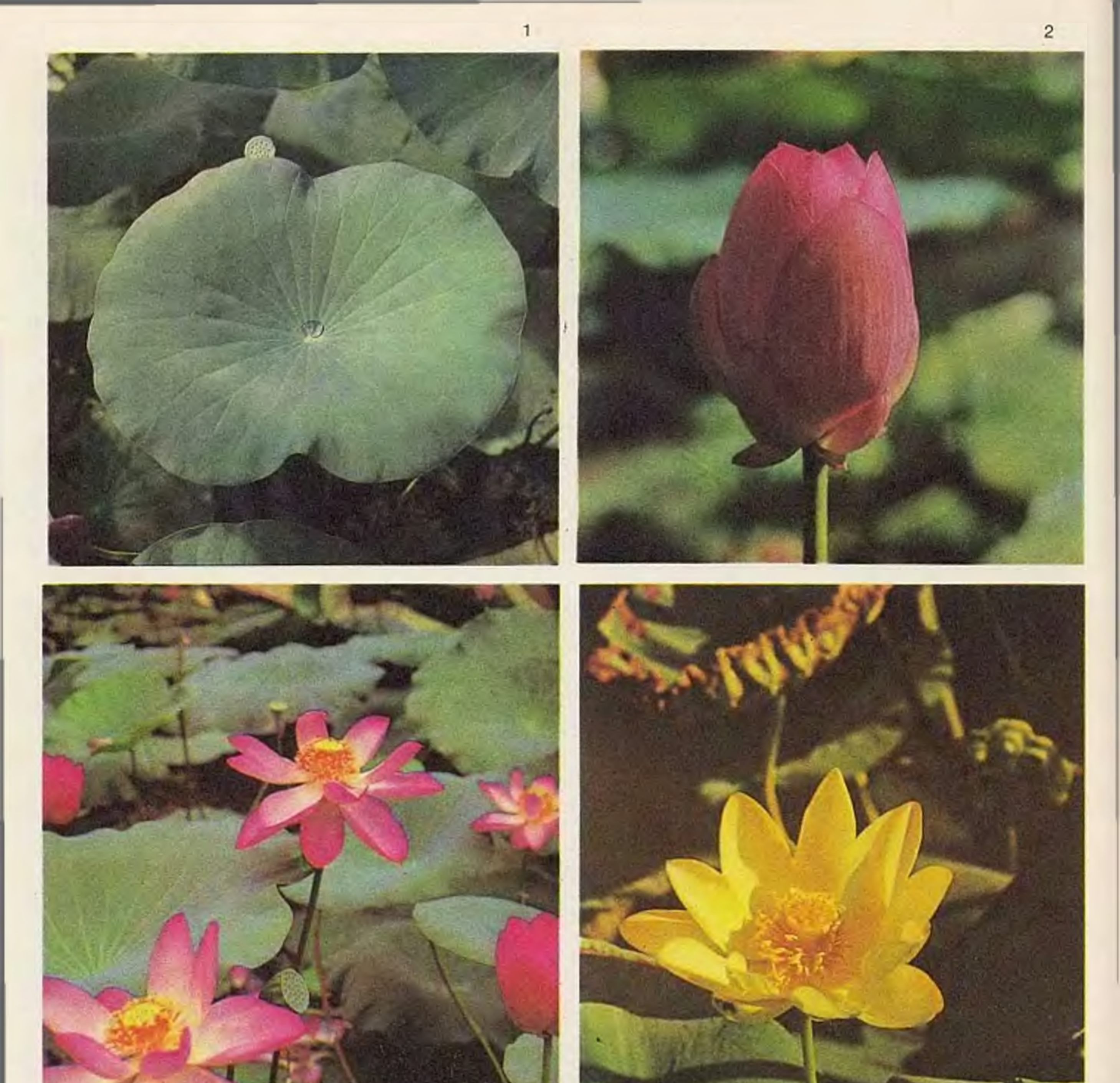


Таблица 20. **Лотосовые.**

Лотос орехоносный (Nelumbo nucifera) в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде:
1 — лист; 2 — бутон; 3 — общий вид растения.
Лотос желтый (N. lutea) в Ботаническом саду АН УзССР в Ташкенте:
4 — общий вид растения.

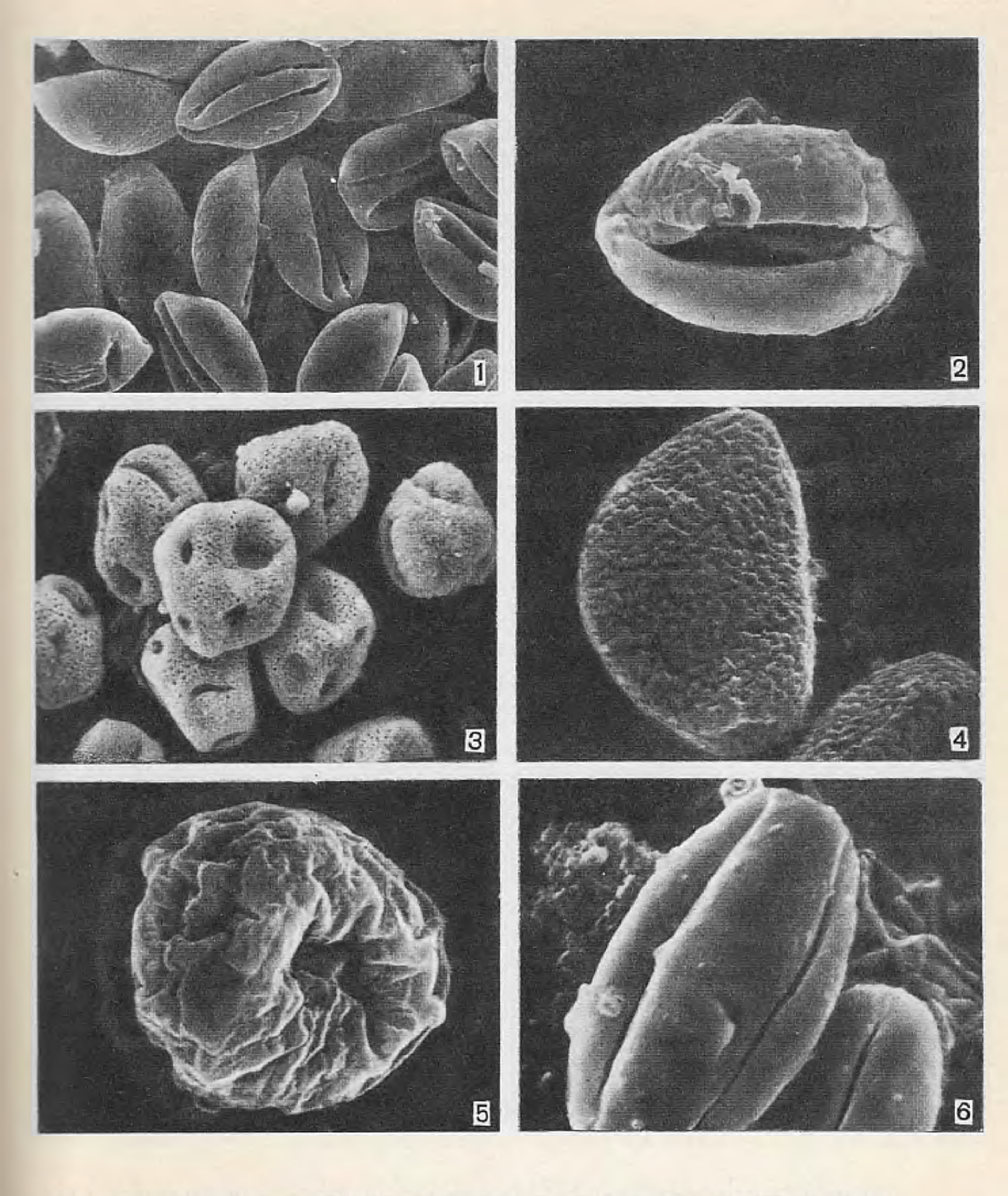


Таблица 21. **Пыльцевые зерна гидноровых и раффлезиевых под сканирующим электронным микроскопом.**
Гидноровые:
1 — прозопанхе американская (Prosopanche americana, увел. 861); *2* — гиднора африканская (Hydnora africana, увел. 1200).
Раффлезиевые:
3 — цитинус двудомный (Cytinus dioicus, увел. 1000); *4* — цитинус красный (C. rubra, увел. 5000); *5* — раффлезия патма (Rafflesia patma, увел. 5000); *6* — пилостилес Бламхеля (Pilostyles blamhelii, увел. 5000).

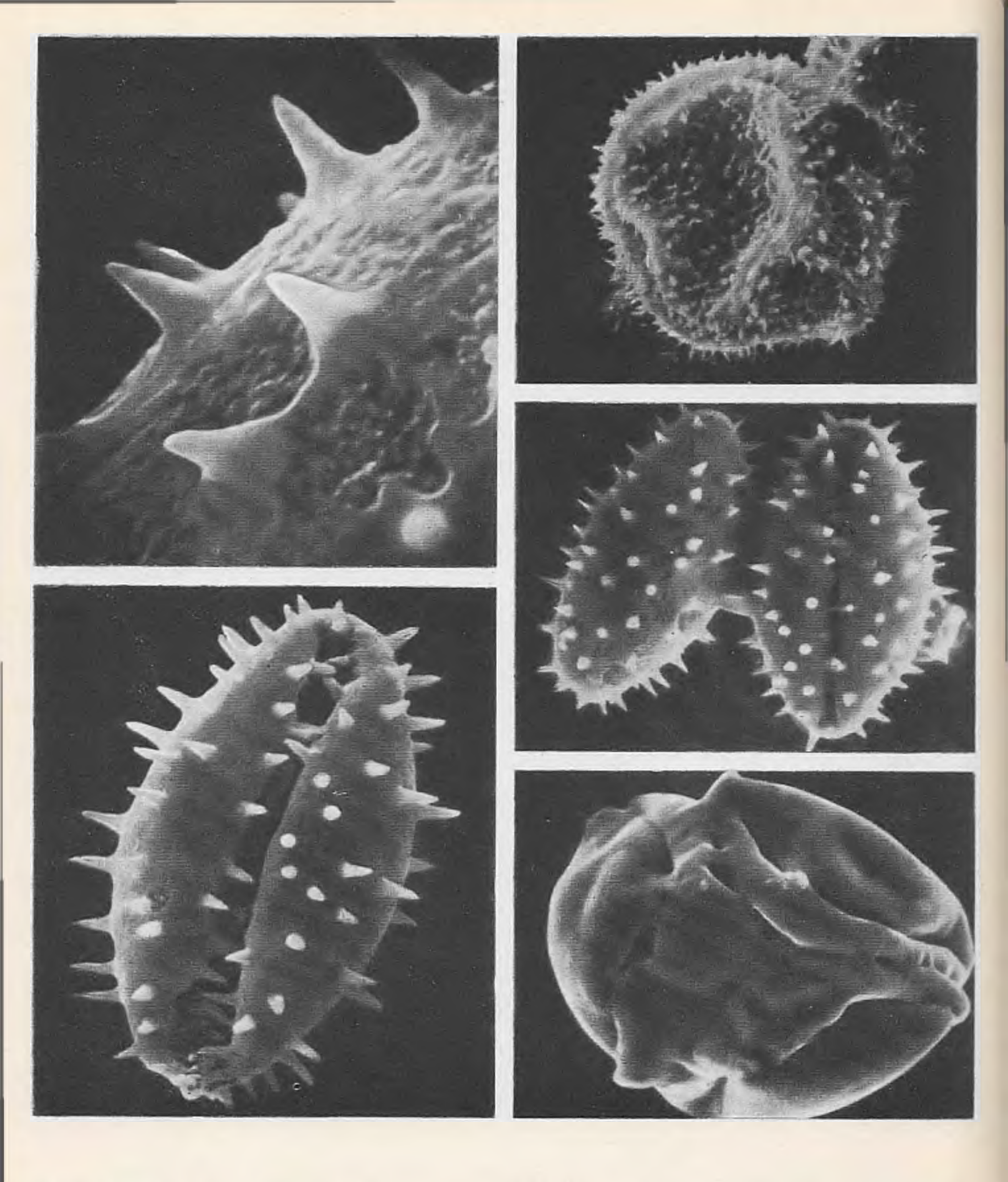


Таблица 22. **Пыльцевые зерна нимфейных под сканирующим электронным микроскопом:**

слева вверху и внизу — кубышка желтая (Nuphar luteum, увел. 5000 и 1500); *справа вверху* — эвриала устрашающая (Euryale ferox, увел. 5000); *справа в середине* — два зерна кубышки желтой, *слева* — с проксимальной, *справа* — с дистальной стороны (увел. 1000); *справа внизу* — виктория амазонская (Victoria amazonica), пыльцевые зерна в тетраде (увел. 1000).

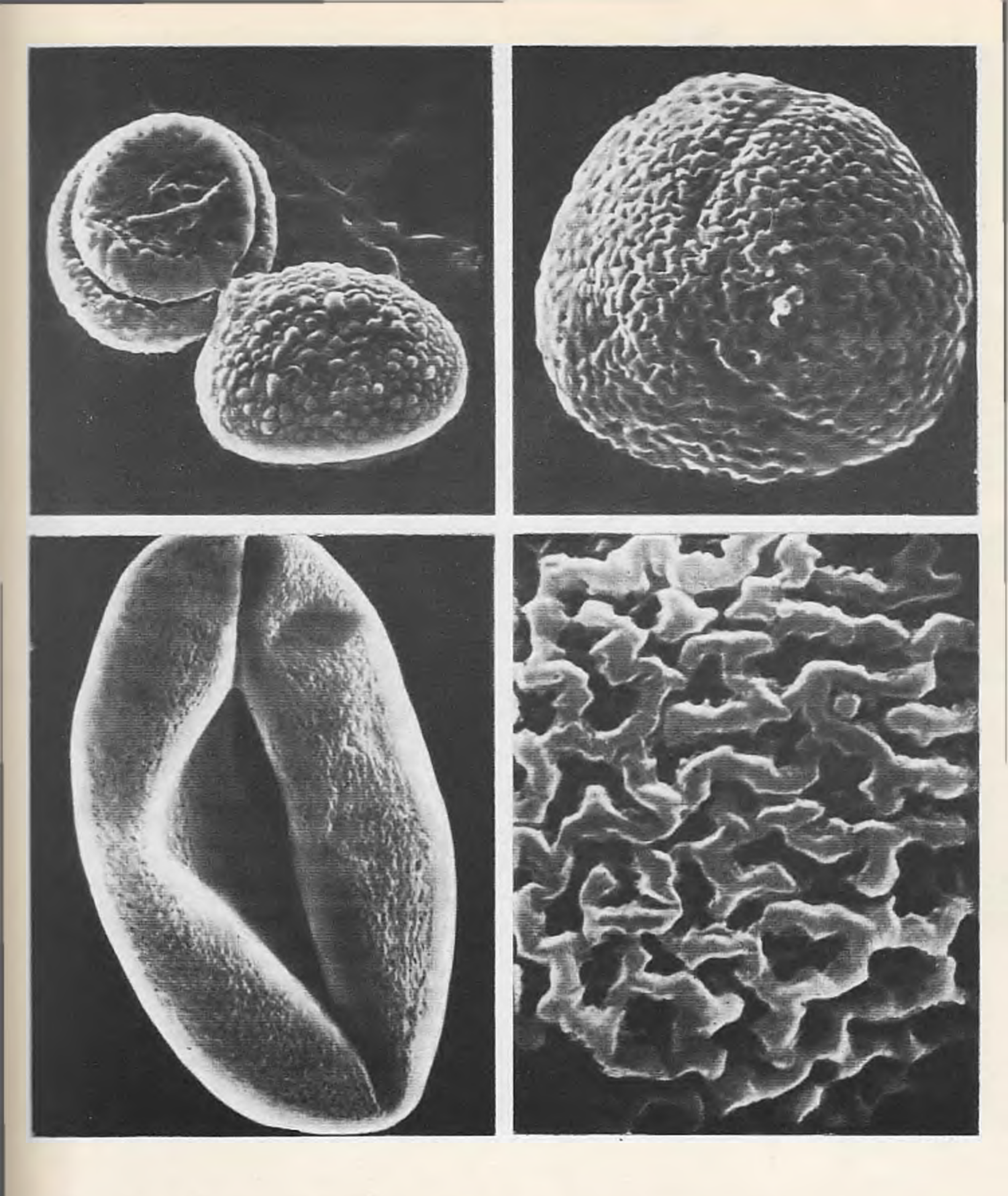


Таблица 23. **Пыльцевые зерна нимфейных и лотосовых под сканирующим электронным микроскопом:**

слева вверху — два пыльцевых зерна кувшинки четырехгранной (Nymphaea tetragona), верхнее — с дистальной, нижнее — с проксимальной стороны (увел. 1500); слева внизу — бразения Шребера (Brasenia chreberi) (увел. 1750); справа вверху — лотос орехоносный (Nelumbo nucifera, увел. 1750); справа внизу — участок поверхности того же зерна (увел. 5000).

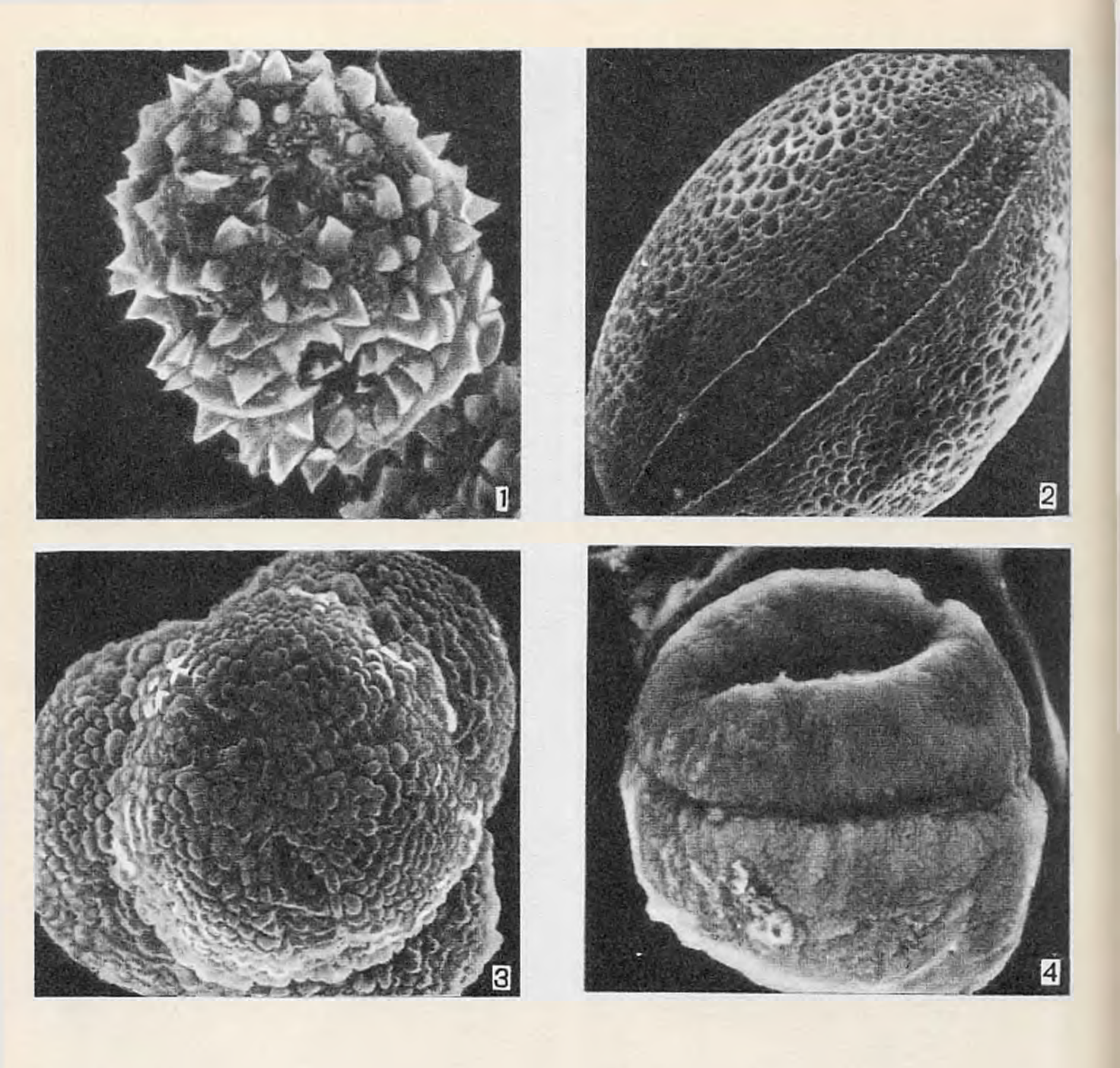


Таблица 24. **Пыльцевые зерна представителей семейства барбарисовых под сканирующим электронным микроскопом (увел. 2200):**

1 — двулистник Грея (Diphylleia grayi); *2* — леонтика сомнительная (Leontice incerta); *3* — подофилл шеститычинковый (Podophyllum hexandrum); *4* — барбарис разнокистистый (Berberis heterobotrys).

Таблица 25. **Барбарисовые:**
1 — гимноспермиум Альберта (Gymnospermium alberti), Таджикистан, Варзобское ущелье;
2 — гимноспермиум Смирнова (G. smirnowii), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде;
3 — леонтика армянская (Leontice armeniaca), окрестности Еревана;
4 — стеблелист мощный (Caulophyllum robustum), окрестности Владивостока;
5 — магония падуболистная (Mahonia aquifolium), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде;
6 — барбарис обыкновенный (Berberis vulgaris), Ленинградская область;
7 — гимноспермиум дарвазский (Gymnospermium darwasicum), Таджикистан, Дарваз, 1730 м над уровнем моря.

1 2

3 4

Таблица 26. **Лютиковые:**

1 — сон-трава крымская (Pulsatilla taurica), Южный Крым; *2* — купальница азиатская (Trollius asiaticus); *3* — адонис весенний (Adonis vernalis), Южный Крым; *4* — калужница болотная (Caltha palustris), Ленинградская область.

Таблица 27. **Лютиковые:**
1 — купальница китайская (Trollius chinensis); 2 — лютик азиатский (Ranunculus asiaticus)

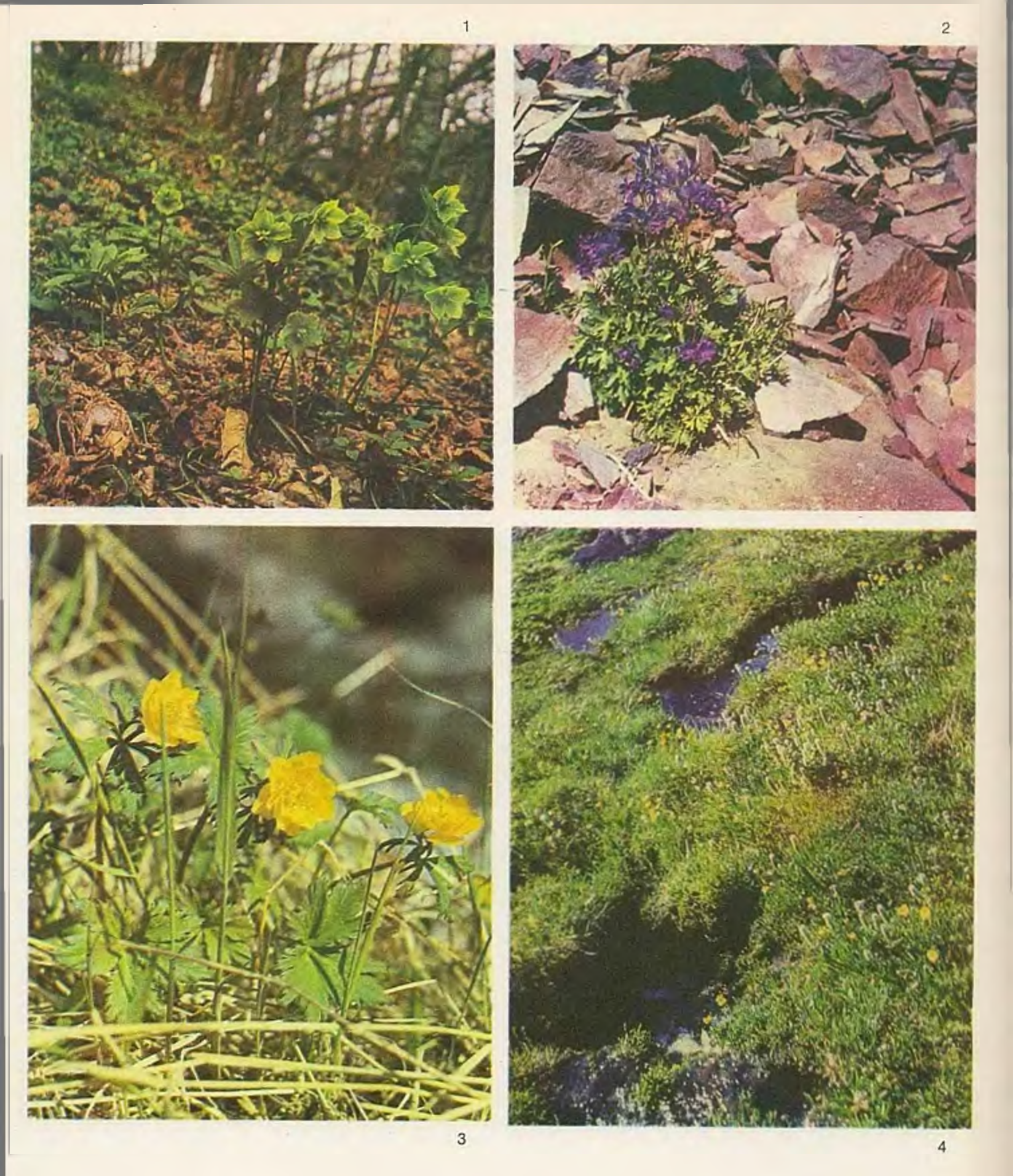


Таблица 28. **Лютиковые:**

1 — морозник кавказский (Helleborus caucasicus), Кавказ, буковый лес; *2* — живокость вонючая (Delphinium foetidum), Кавказ, каменистый склон горы Арагац; *3* — купальница Ридера (Trollius riederianus), Магадан; *4* — лютик снежный (Ranunculus nivalis), в зарослях ивы, Полярный Урал.

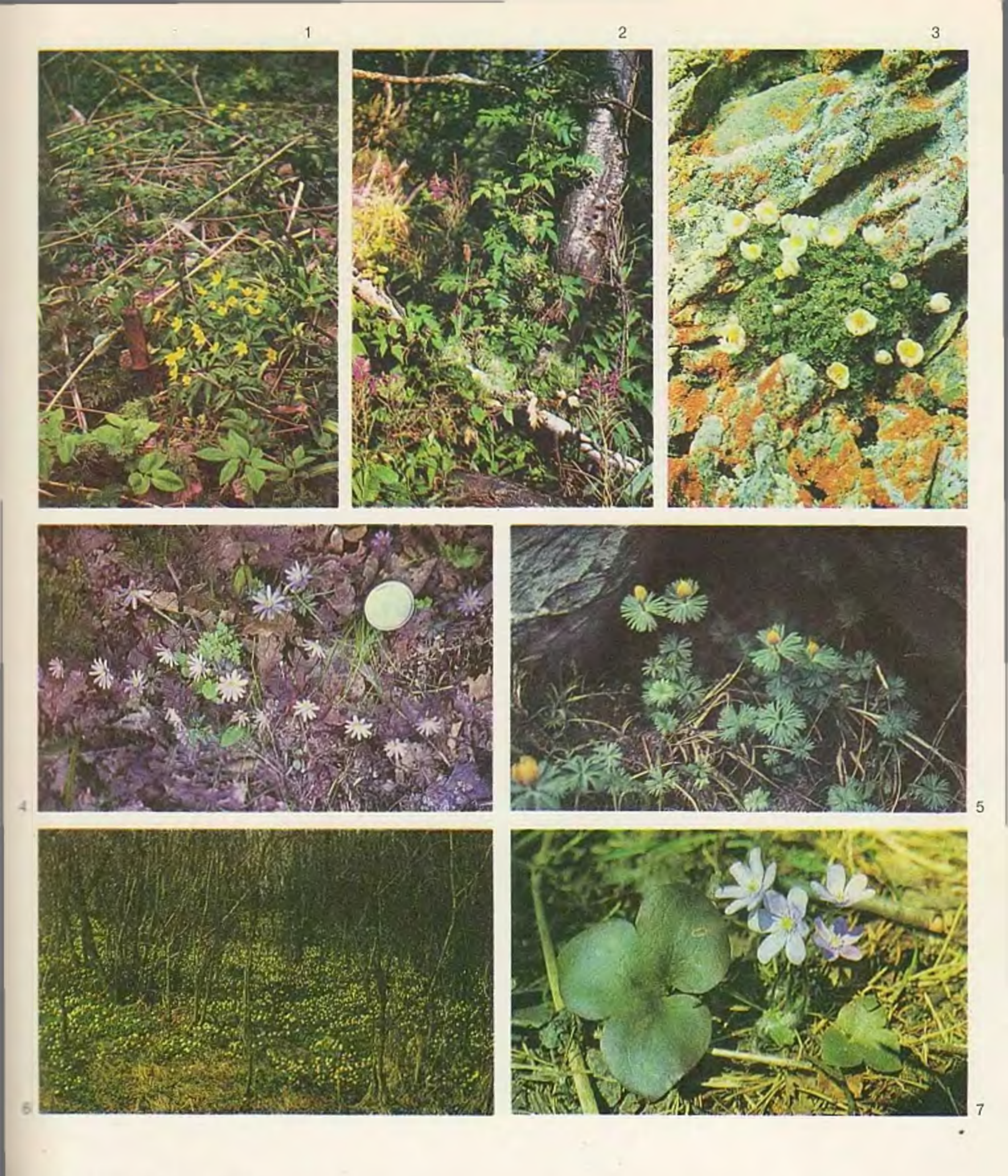


Таблица 29. **Лютиковые:**

1 — анемона лютичная (Anemone ranunculoides), Мга; *2* — княжик сибирский (Atragene sibirica), Архангельская область; *3* — лжеводосбор крупноцветковый (Paraquilegia grandiflora), Киргизский хребет, близ Фрунзе, высота 2 500—3 000 м над уровнем моря; *4* — анемона кавказская (Anemone caucasica), Армения, Агверан; *5* — весенник длинностебельчатый (Eranthis longistipitata), Таджикистан, Дарваз; *6* — анемона дубравная (Anemone nemorosa), заросли под деревьями, Волхов; *7* — перелеска благородная (Hepatica nobilis), Ленинградская область.

Таблица 30. **Ломоносы в Никитском ботаническом саду в Ялте.**

Мелкоцветковые виды:

1 — ломонос метельчатый (Clematis paniculata); *2* — ломонос восточный (C. orientalis).

Сортовые ломоносы селекции Никитского ботанического сада:

3 — ломонос Жакмана (C. jackmanii), сорт «Золотой юбилей»; *4* — ломонос фиолетовый (C. viticella), сорт «Рассвет».

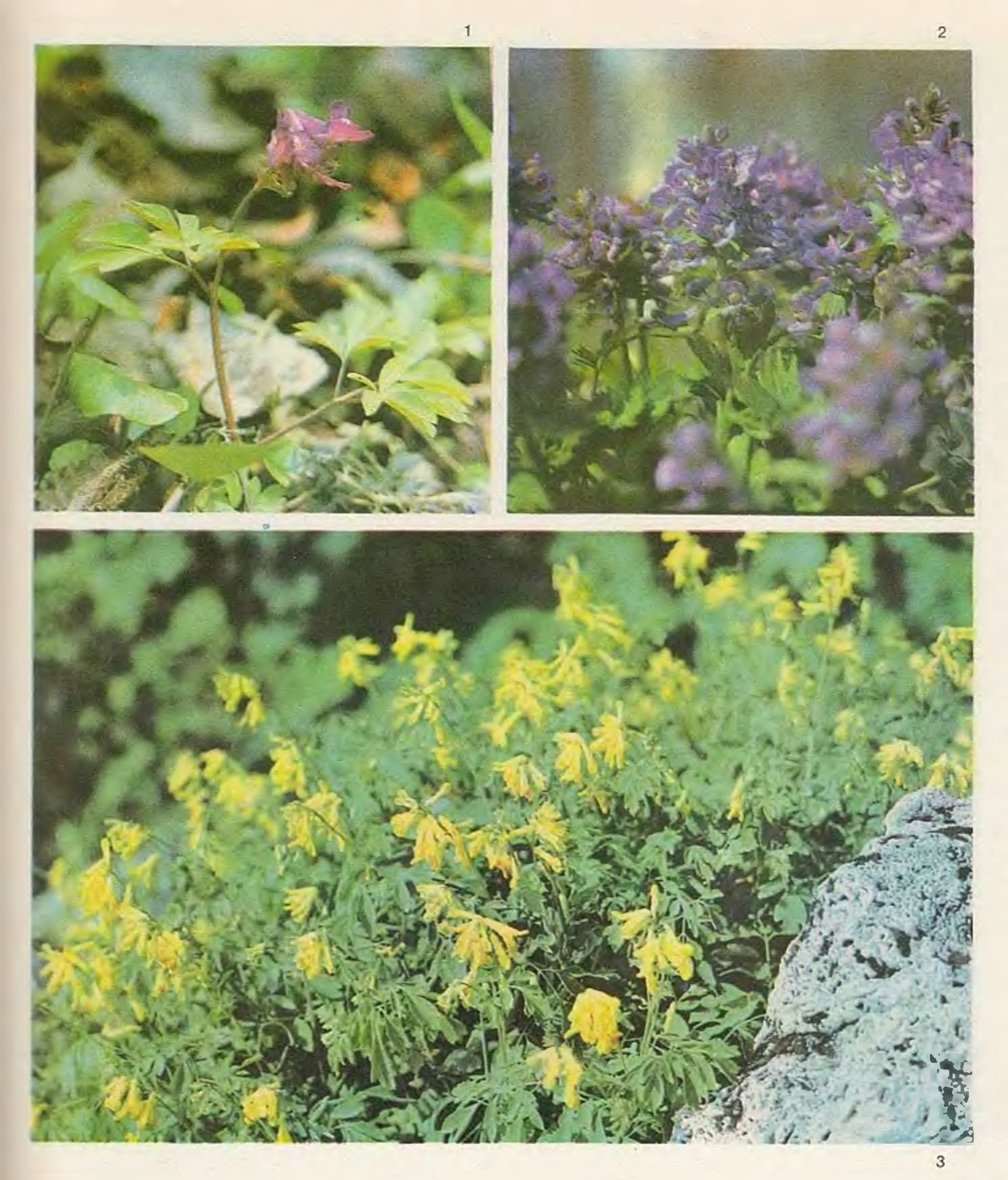


Таблица 31. **Маковые:**

1 — хохлатка средняя (Corydalis intermedia), Ленинградская область (Ладога); *2* — хохлатка Галлера (C. halleri), окрестности Киева; *3* — хохлатка Маршалла (C. marschaliana), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

Таблица 32 **Маковые:**

1 — мак павлиний (Papaver pavoninum), Туркмения; 2 — мак оранжевый (P. aurantiacum), Читинская область; 3 — мак полярный (P. radicatum), Чукотка; 4 — мак альпийский (P. alpinum), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; 5 — ремерия отогнутая (Roemeria refracta), Туркмения.

1

2

3

4

Таблица 33. **Маковые:**

1 — меконопсис ощетиненный (Meconopsis horridula), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — маклея сердцевидная (Macleaya cordata), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — глауциум рогатый (Glaucium corniculatum), Армения, Даралагез; *4* — дымянка лекарственная (Fumaria officinalis), Армения.

Таблица 34. **Саррацениевые:**
слева — дарлингтония калифорнийская (Darlingtonia californica); *справа* — саррацения пурпурная (Sarracenia purpurea).

1

2

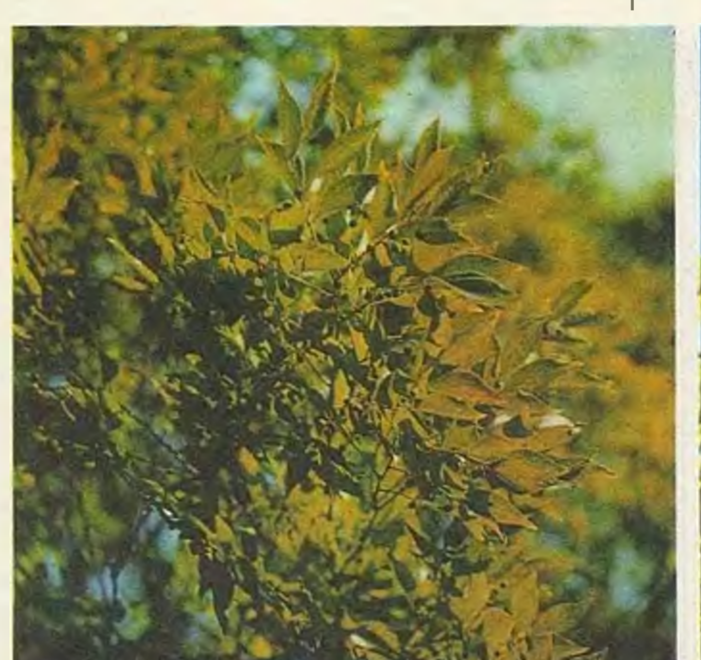
3

4

Таблица 35. **Эвптелейные, гамамелисовые и платановые:**

1 — эвптелея многотычиночная (Euptelea polyandra), Батумский ботанический сад; *2* — ликвидамбар смолоносный, или амброво дерево (Liquidambar styraciflua), летняя окраска листьев, Батумский ботанический сад; *3* — ликвидамбар смолоносный, осенняя окраска листьев, США, штат Теннесси; *4* — платан Керри (Platanus kerrii), Северный Вьетнам.

1



2

3

Таблица 36. **Ильмовые, симмондсиевые и гамамелисовые:**

1 — каркас китайский (Celtis chinensis) Сухумский ботанический сад; *2* — симмондсия китайская (Simmondsia chinensis), США, штат Мэн; *3* — родолея Чемпиона (Rhodoleia championii), Северный Вьетнам.

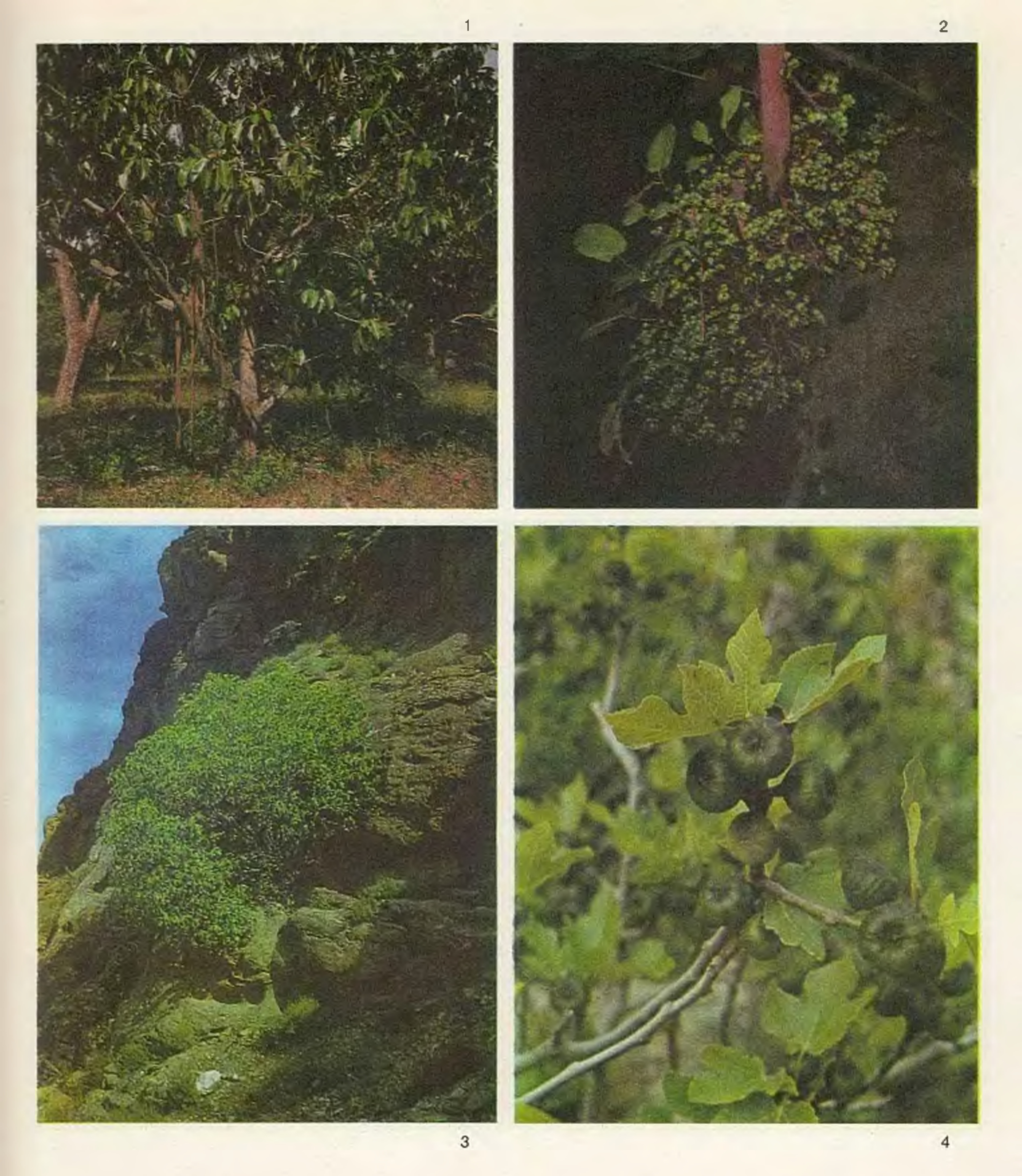


Таблица 37. **Фикусы.**

Фикусы в ботаническом саду Сьен Фуэгос (Куба): *1* — фикус эластичный (Ficus elastica); *2* — фикус заметный (F. nota). Фикусы в Средней Азии (Большие Балханы, гора Арла); *3* — общий вид смоковницы (Ficus carica); *4* — ветви с соплодиями того же растения.

1

2

3

Таблица 38. **Тутовые.**

Маклюра оранжевая (Maclura pomifera). 1 — побег с мужскими соцветиями, Батумский ботанический сад; 2 — побег с женскими соцветиями, Кизыл-Арват.
Бумажная шелковица, или бруссонетия бумажная (Broussonetia papyrifera), Батумский ботанический сад: 3 — побег с женскими соцветиями.

Таблица 39. **Пилеи в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде:**
1 (внизу) — пилея круглолистная (Pilea rotundifolia); *1* (вверху) — пилея мелколистная (P. microphylla);
2 — цветки пилеи мелколистной; *3* — пилея опушенная (P. pubescens).

Таблица 40. **Каштан настоящий, или посевной (*Castanea sativa*). Кавказ, Аджария.**

1

2

Таблица 41. **Дубы:**

1 — дуб острый (Quercus acuta), Батумский ботанический сад; 2 — дуб северный (Q. borealis), Сухумский ботанический сад.

1

2

Таблица 42. **Березовые в Магаданской области:**

1 — береза шерстистая (Betula lanata) в верхнем поясе гор полуострова Кони; *2* — ольха кустарниковая (Alnus fruticosa) в низовье реки Анадыря.

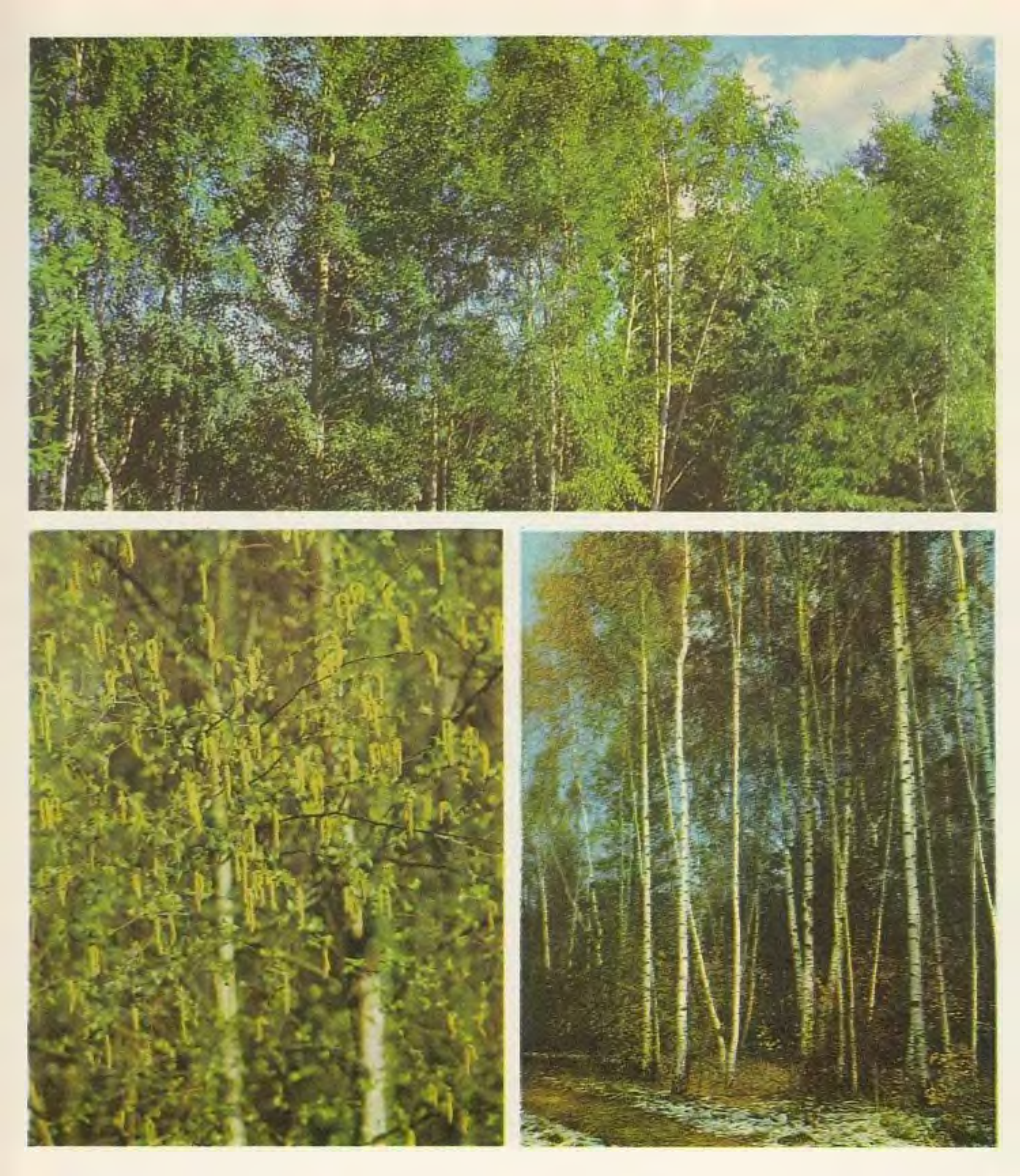


Таблица 43 **Береза бородавчатая (Betula pendula)**

1

2

Таблица **44. Цветущие ветви берез:**

1 — береза вишневая (Betula lenta) в Батумском ботаническом саду; *2* — береза японская (B. japonica) в саду Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

Таблица 45. **Орешник, или лещина, в Батумском ботаническом саду:**
1 — общий вид лещины медвежьей (Corylus colurna); *2* — плоды лещины рогатой (C. cornuta)

1

2

Таблица 46 **Мириковые:**

1 — заросль мирики болотной (*Myrica gale*) во время цветения (окраина зарастающего озера на побережье Финского залива, в окрестностях Ленинграда); *2* — комптония иноземная (*Comptonia peregrina*) в штате Мэн, США.

Таблица 47. **Ореховые:**

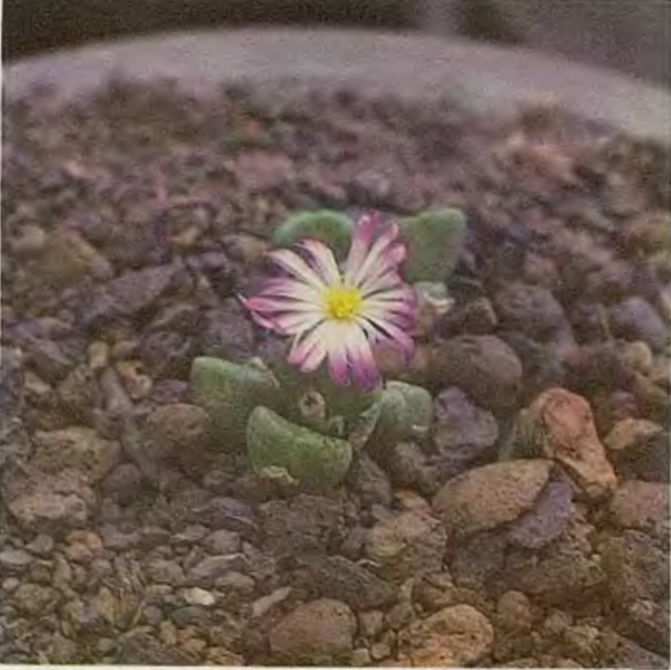
вверху — орех айлантолистный (Juglans ailanthifolia) в Сухумском ботаническом саду, *слева* — побег с женской сережкой, *справа* — женский цветок; *внизу* — птерокария узкокрылая (Pterocarya stenoptera), часть кроны со свисающими длинными соцветиями. Батумский ботанический сад.

Таблица 48. **Ореховые в Батумском ботаническом саду:**
вверху слева — ветвь пекана (Carya illinoënsis); вверху справа — побег той же ветви с мужскими соцветиями; внизу — платикария шишконосная (Platycarya strobilacea).

Таблица 49. **Бугенвиллея голая (Bougainvillea glabra) в Никитском ботаническом саду.**

1

2



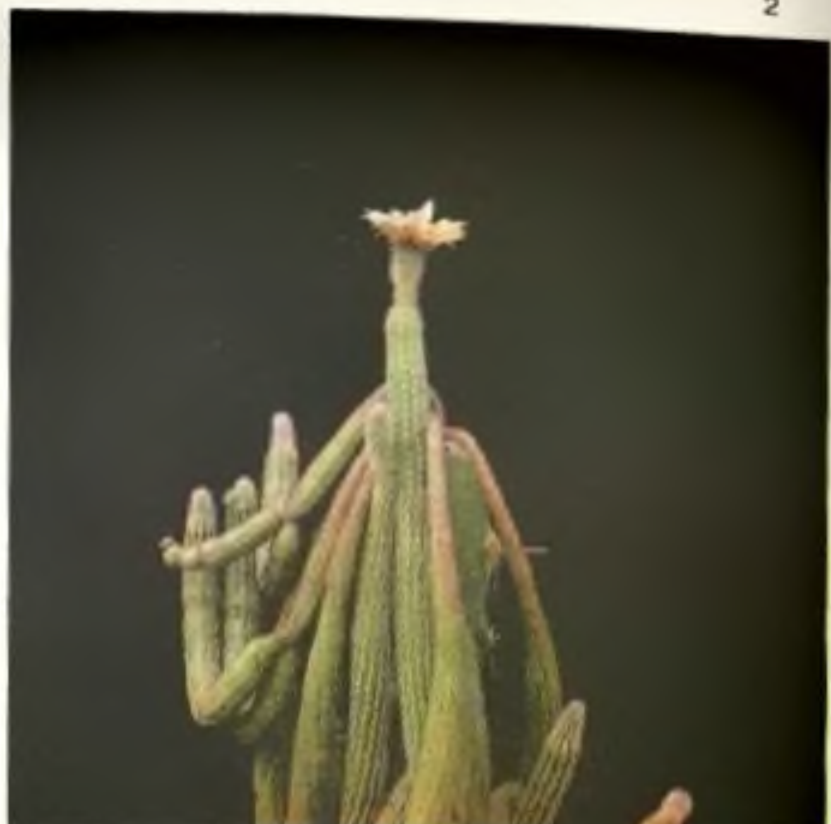
3

Таблица 50. **Аизооновые в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде:**
1 — плейоспилос широколепестный (Pleiospilos latipetalus); *2* — конофитум Тейлора (Conophytum taylorianum var. ernianum); *3* — фаукария крадокская (Faucaria cradocensis).

Таблица 51. **Рипсалис крепкостебельный (Rhipsalis hadrosoma) в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде.**

1

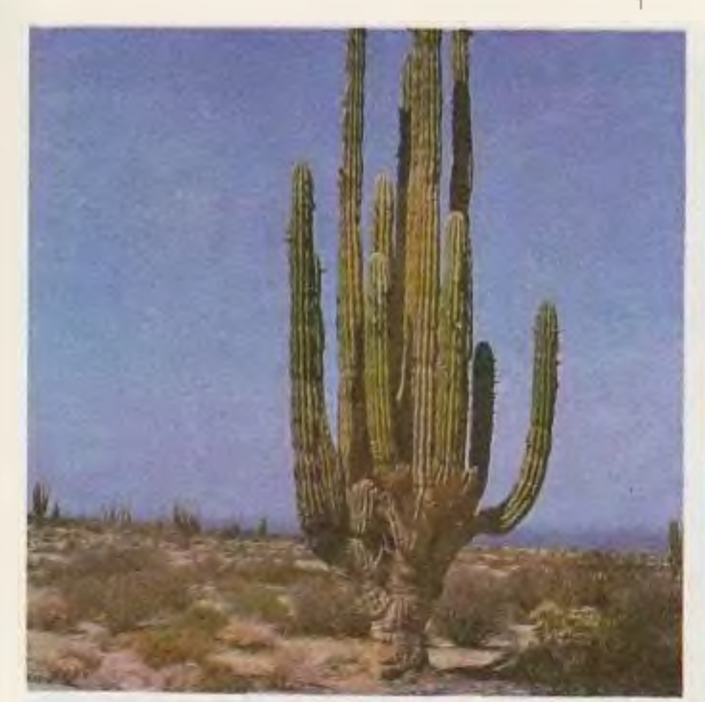
2



3

Таблица 32. **Кактусовые в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде:**
1 — шлюмбергера усеченная (Schlumbergera truncata); 2 — вилькоксия белоцветковая (Wilcoxia albiflora);
3 — переския блео (Pereskia bleo).

1



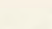
2

3

Таблица 53. **Кактусовые.**

Пахицереус Прингла (Pachycereus pringlei) в пустыне Сонора, США
1 — общий вид; 2 — ветвь с цветками.
Лемерецереус Турбера (Lemaireocereus thurberi) в штате Аризона, США
3 — ветвь с цветками

1



3

4

Таблица 54. **Кактусовые в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде:**
1 — мамиллярия Шиде (Mammillaria schiedeana); *2* — нотокактус Хазельберга (Notocactus haselbergii); *3* — пародия золотистоколючник (Parodia chrysacanthion); *4* — пелецифора ложногребневидная (Pelecyphora pseudopectinata).

Таблица 55. **Портулаковые и гвоздичные:**

1 — портулакария афра (Portulacaria afra) в оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — ясколка Шовица (Cerastium szowitsii) в Ереванском ботаническом саду Ботанического института АН АрмССР; *3* — смолка обыкновенная (Viscaria vulgaris), Ленинградская область; *4* — смолевка бесстебельная (Silene acaulis), Кольский полуостров; *5* — смолевка хлопушка (S. vulgaris), Ленинградская область.

1 2

3

Таблица 56. **Гвоздичные:**

1 — колючелистник железисто опушенный (Acanthophyllum adenophorum), Туркмения, Западный Копетдаг; *2* — качим аретиевидный (Gypsophila aretioides), общий вид растения, Копетдаг; *3* — цветки качима аретиевидного.

Таблица 57. **Гвоздичные:**

1 — гвоздика Радде (Dianthus raddeanus), Ереванский ботанический сад Ботанического института АН АрмССР; *2* — гвоздика ползучая (D. repens), Якутия, галечник Березовка; *3* — гвоздика травянка (D. deltoides), Ленинградская область; *4* — гвоздика разноцветная (D. versicolor), Казахстан, Сюгаты.

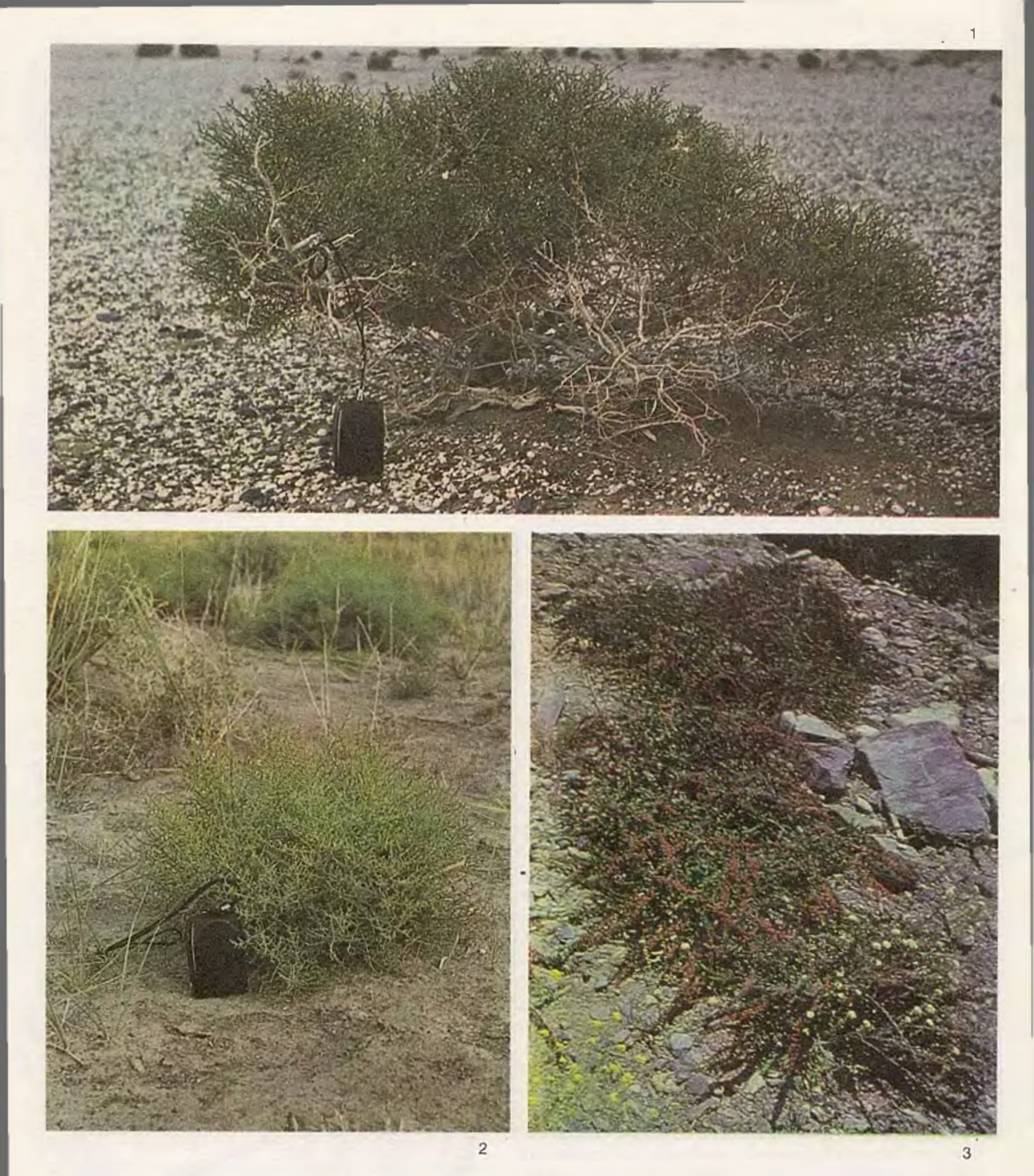
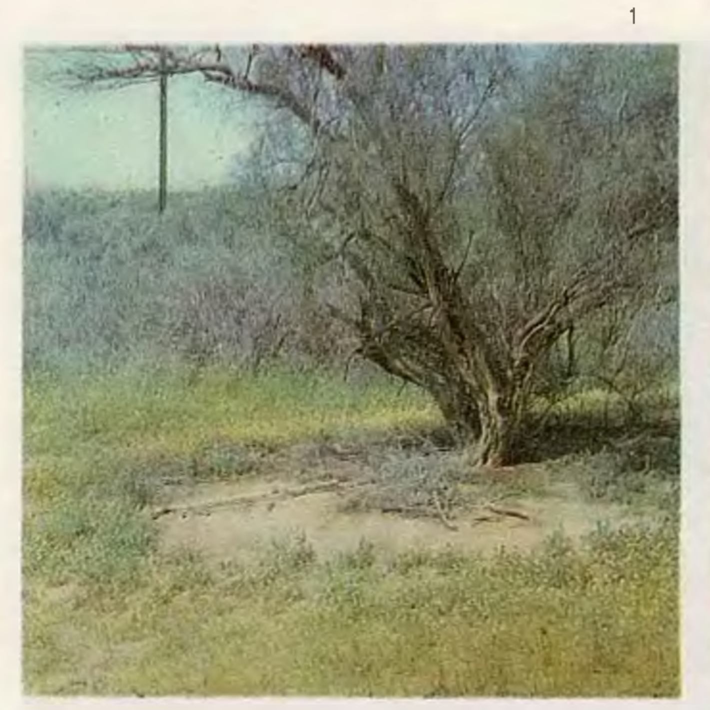


Таблица 58. **Маревые:**

1 — ежовник безлистный, или итсегек (Anabasis aphylla), Монголия, Гоби; *2* — поташник стройный (Kalidium gracile), Монголия, Гоби; *3* — жминда обыкновенная, или марь многолистная (Chenopodium foliosum), Казахстан, Джунгарский Алатау, окрестности Текели.

1



2

3

Таблица 59. **Маревые:**

1 — саксаул черный (Haloxylon ammodendon var. aphyllum), Средняя Азия. Репетек; *2* — ноэа остроконечная (Noaea mucronata), Армения; *3* — солянка Рихтера (Salsola richteri), Туркмения.

1

2

Таблица 60. **Гречишные:**

1 — горец ожиковидный (Polygonum luzuloides), Армения, Джермук; *2* — курчавка грушелистная (Atraphaxis pyrifolia), Средняя Азия, Кондара.

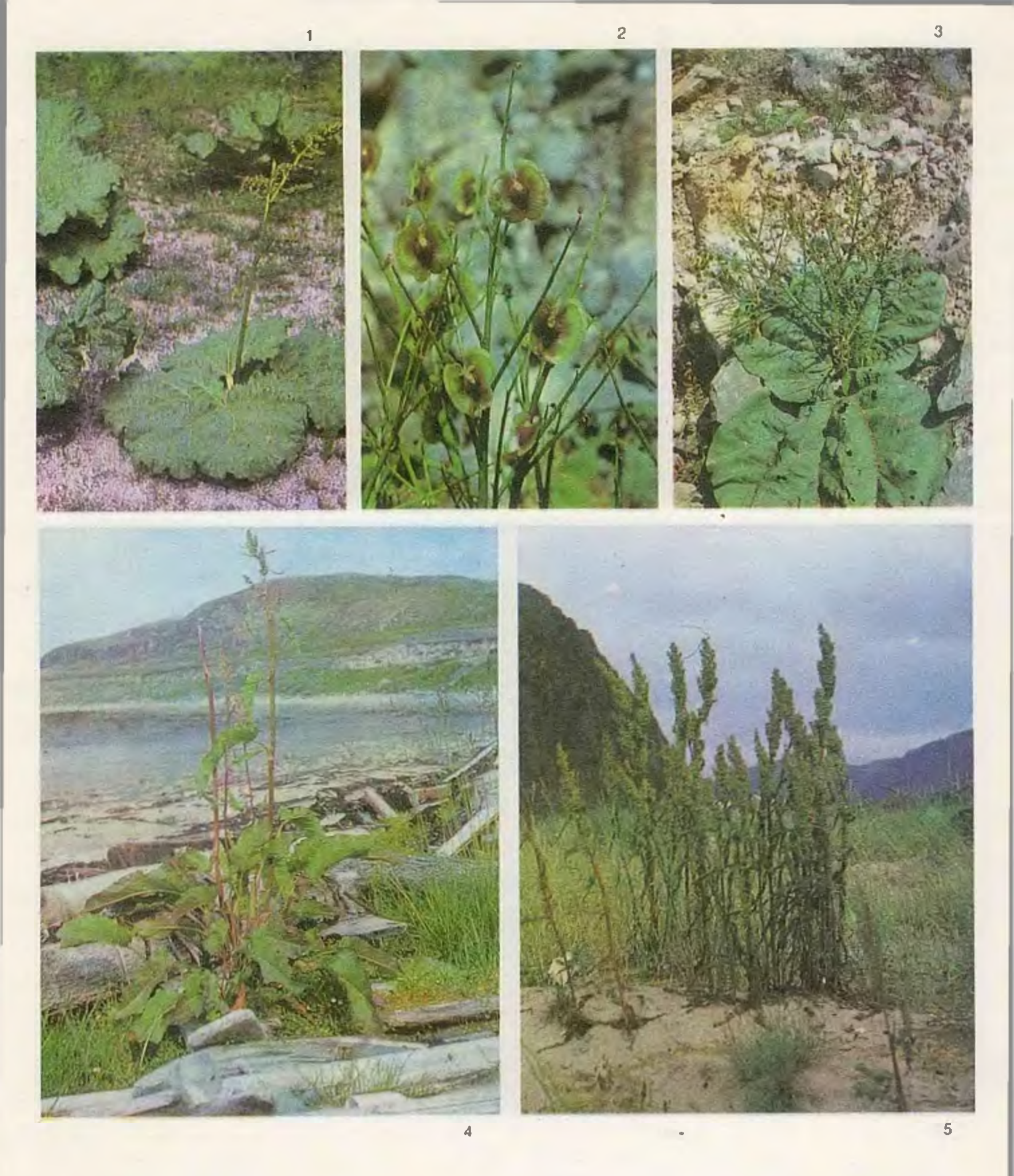


Таблица 61. **Гречишные:**

1 — ревень Максимовича (Rheum maximowiczii), Средняя Азия, Кондара; *2* — ревень скальный (R. rupestre), плоды, Туркмения, Западный Копетдаг; *3* — общий вид ревеня скального; *4* — щавель водный (Rumex aquaticus), Кольский полуостров; *5* — щавель ложносолончаковый (R. pseudonatronatus), Кольский полуостров.

1

2

Азии.

um): *1* — в цвет

едузы (C. caput-medusae): *2* — плоды

1

2

Таблица 63. **Плюмбаговые:**

1 — акантолимон алатавский (Acantholimon alatavicum), Ташкентский ботанический сад; *2* — акантолимон крылоприцветниковый (A. pterostegium), Туркмения, Западный Копетдаг.

1

2

3

4

Таблица 64. **Плюмбаговые:**

1 — васильченкоа согдийская (Vassilczenkoa sogdiana), Ташкентский ботанический сад; *2* — гониолимон остроконечный (Goniolimon cuspidatum), Казахстан; *3* — плюмбаго капский (Plumbago capensis), оранжерея Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *4* — цератостигма плюмбаговидная (Ceratostigma plumbaginoides), оранжерея Ботанического института АН СССР в Ленинграде.